BEITRAG ZUR KENNTNIS DER VERDAUUNGSVORGÄNGE BEI HYDRACARINEN

INAUGURALDISSERTATION

ZUR
ERLANGUNG DER PHILOSOPHISCHEN DOKTORWÜRDE
VORGELEGT DER
PHILOSOPHISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT
DER UNIVERSITÄT BASEL

von

Carl BADER

(Basel)

GENÈVE
IMPRIMERIE A. KUNDIG

1938

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41546701_0087

BEITRAG ZUR KENNTNIS DER VERDAUUNGSVORGÄNGE BEI HYDRACARINEN

INAUGURALDISSERTATION

ZUR
ERLANGUNG DER PHILOSOPHISCHEN DOKTORWÜRDE
VORGELEGT DER
PHILOSOPHISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT
DER UNIVERSITÄT BASEL

von

Carl BADER

(Basel)

GENÈVE
IMPRIMERIE A. KUNDIG

1938

Genehmigt von der philosophisch-naturwissenschaftlichen Fakultät auf Antrag der Herren Professoren Dr. A. Portmann und Dr. E. Handschin.

Basel, den 23. November 1937.

Prof. Dr. H. Zickendraht,
Dekan.

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Separatabdruck aus *Revue suisse de Zoologie*, T. 45, Nr. 22, 1938.

Tome 45, nº 22. — Octobre 1938.

Beitrag zur Kenntnis der Verdauungsvorgänge bei Hydracarinen

von

Carl BADER.

Mit 24 Textabbildungen.

INHALT.

Seite

I. Einleitung 723

A. Geschichtlicher Überblick und Problemstellung . . 723

B. Material und Technik 725

II. Biologische Beobachtungen, Zucht und Versuchsanordnungen 726

III. Die Verdauungsvorgänge im Mitteldarm 732

A. Eiweissverdauung 732

a) Einleitende Bemerkungen 732

b) Der Darm im Hungerzustand 736

c) Die Exkretzellen 739

d) Die Nahrungsaufnahme und ihre Auswirkungen 742

e) Die Fermentbildung 743

f) Die Aufnahme des Nahrungsbreis durch die Eiweisszellen 747

g) Die Verdauungsvorgänge in den Exkretzellen . 751

h) Phagocytose 755

i) Bildung der Exkretstoffe 757

k) Die Epithelzellen. 758

l) Die Verdauungsvorgänge bei *Hygrobates* und *Teutonia* 758

m) Die Frage der Zellkonstanz 762

Seite

B. Fettverdauung 763
a) Einleitende Bemerkungen 763
b) Vorkommen des Fettes im Organismus 763
c) Der Fettabbau bei lang andauerndem Hungern 764
d) Das Fett im Nahrungsbrei und seine Verdauung 766
e) Die Bildung von Fett aus Nahrungseiweiss . . 768
C. Glykogen 770

IV. Das Exkretionsorgan 771
A. Morphologischer Bau 771
B. Histologischer Bau 774

V. Die Speicheldrüsen 775
A. Anatomie und Histologie 775
B. Das funktionelle Bild der Speicheldrüsen 786

VI. Theoretische Betrachtungen über die intrazelluläre Verdauung 795

VII. Zusammenfassung der Ergebnisse 803
Literaturverzeichnis 805

I. Einleitung.

A. *Geschichtlicher Überblick und Problemstellung.*

Zu den Hydracarinen oder Wassermilben werden heute diejenigen Milben gerechnet, deren Imagines dauernd im Wasser leben. Die Einteilung in Land- und Wassermilben ist jedoch für den Systematiker sehr unbefriedigend, denn es ist schon längstens bekannt, dass die Hydracarinen polyphyletischen Ursprungs sind. Das Wasser hat aber als Lebensraum auf diese Tiere so eingewirkt, dass eine scheinbar einheitliche Gruppe entstanden ist. Diese hat schon früh das Interesse der Zoologen auf sich gelenkt, und so sind die Hydracarinen heute die am besten untersuchte Gruppe unter den Acarinen. Zahlreiche Arbeiten beschreibend-morphologischer Art haben uns wertvolle Zusammenhänge über die Systematik dieser Tiere aufdecken lassen. Aber auch ökologische und biologische Beobachtungen liegen schon in einer beträchtlichen Zahl vor und gestatten uns, wichtige Schlüsse über die Verbreitung und Lebensweise der Wassermilben zu ziehen. Dagegen ist die Anatomie sehr wenig berücksichtigt worden, und es gibt bis heute nur sieben Arbeiten, die sich eingehend mit anatomischen und histologischen Fragen beschäftigen. Es sind dies die Arbeiten von A. Croneberg (1878), R. von Schaub (1888), A. D. Michael (1895), H. Pollock (1898), Sig Thor (1903), O. Lundblad (1930) und U. Schmidt (1936). Diese Autoren, haben sich, mit Ausnahme von Thor, vor allem mit der Untersuchung einer Art beschäftigt, und nur der schwedische Forscher hat 1903 versucht, in seinem zusammenfassenden Werk: „Recherches sur l'anatomie comparée des acariens prostigmatiques" einen Überblick über die damaligen anatomischen Kenntnisse zu geben. Da seit 1903 nur zwei weitere Untersuchungen über Wassermilben (einer Untergruppe der prostigmatischen Milben !) durchgeführt worden sind, so muss man sich in den meisten Fällen auf die Angaben Thors stützen.

Die vorliegende Abhandlung über die Verdauung der Hydracarinen wurde aus folgenden Gründen durchgeführt: Im Jahre 1926 publizierte Millot seine wertvollen Ergebnisse über die Histophysiologie der Spinnen (contribution à l'histophysiologie des Aranéides) und beschrieb dabei in vorbildlicher Weise die Verdauungsvorgänge dieser Tiere. Es erschien daher als eine interessante Aufgabe, diese Beobachtungen zu verwerten, und eine ähnliche Untersuchung an anderen Vertretern der *Arachnoidea* durchzuführen. Dass dabei gerade die Hydracarinen als Versuchstiere verwendet wurden, hatte seinen Grund darin, dass C. Walter als Spezialist dieser Tiergruppe sich mit seinen vielfachen Erfahrungen zur Verfügung stellte und so über die anfänglichen Schwierigkeiten des Bestimmens etc. hinweghalf.

Ursprünglich lag die Absicht vor, die Verdauung bei möglichst vielen Vertretern der Wassermilben zu untersuchen und sich in anatomischen Fragen auf die Beobachtungen von Thor zu stützen. Es zeigte sich jedoch bald, dass die Morphologie des Mitteldarms nicht durchwegs so gründlich erforscht war, wie dies die Arbeit von Thor hatte vermuten lassen. Darum wurden im Laufe von fünf Jahren zahlreiche Hydracarinen-Spezies auf die Gestalt ihres Darms hin untersucht. Da die Ergebnisse dieser Untersuchung mit dem Verdauungsproblem nichts zu tun haben, so werden sie erst später in einer besonderen Arbeit veröffentlicht. Das gesteckte Ziel aber, die Verdauung möglichst vieler Arten zu erforschen, erwies sich bald wegen gewisser technischer Fragen als unerreichbar und so wurde versucht, die Verdauungsvorgänge nur an zwei Arten so weit als möglich abzuklären. Dabei wurde darauf geachtet, vor allem die histologischen Vorgänge in Mitteldarm, Speicheldrüsen und Exkretionsorgan zu beschreiben. Die cytologischen Einzelheiten konnten nur soweit berücksichtigt werden, als sie für die Deutung wichtiger Funktionsstadien benötigt wurden. Auf die Durchführung physiologisch-chemischer Untersuchungen musste zum voraus verzichtet werden, da die Kleinheit der Versuchstiere keine solche Versuche zulässt.

Die vorliegende Dissertation entstand in der Zoologischen Anstalt der Universität Basel unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. A. Portmann. Es ist für mich eine angenehme Pflicht, ihm für das rege Interesse, das er meiner Arbeit entgegenbrachte, herzlich zu danken. Aber auch Herrn Prof. Dr. E. Handschin

möchte ich für seine zahlreichen, wertvollen Ratschläge meinen besten Dank aussprechen. Ferner bin ich auch Herrn Dr. C. Walter für seine Bemühungen zu vielem Dank verpflichtet.

B. *Material und Technik.*

Das Material wurde zum grössten Teil in der nächsten Umgebung Basels gesammelt, wobei sich die Dissertation Walters (1907): *Die Hydracarinen der Schweiz* als sehr nützlich erwies. Für das Bestimmen der Tiere wurden die Bestimmungstabellen von Viets (1929 und 1936) benützt.

Von den zahlreichen verwendeten Fixierungsmethoden ergaben die Gemische nach Zenker, Duboscq-Brazil und Flemming die besten Resultate. Die Schnitte wurden nach verschiedenen Methoden gefärbt. Die besten Erfahrungen wurden dabei mit der Millot-Färbung gemacht. Da diese Färbemethode nur sehr wenig bekannt sein dürfte, und da die Methode bei Wassermilben etwas modifiziert werden musste, so soll die genaue Färbevorschrift hier angegeben werden:

1. Färben mit Hämalaun.
2. Wässern in Leitungswasser.
3. Färben mit Säurefuchsin (2% in 40% Alkohol), 10 Min.
4. Abspülen in Leitungswasser.
5. Färben in Metanylgelb (gesättigte Lösung), 10 Min.
6. Färben in Lichtgrün (0,25%), 2-10 Sek.
7. Differenzieren in 95% Alkohol.
8. Absoluter Alkohol-Xylol-Kanadabalsam.

II. Biologische Beobachtungen, Zucht und Versuchsanordnungen.

Wenn die Verdauung irgend einer Tierart genau verfolgt werden soll, so ist es unbedingt notwendig, dass eine grosse Zahl von Versuchstieren zur Verfügung steht. Im Laufe der vorliegenden Untersuchung konzentrierte sich das Interesse vor allem auf zwei Wassermilben-Arten, nämlich auf *Hygrobates longipalpis* (Herm.) und *Limnesia koenikei* (Piers.). Die Vertreter dieser beiden Arten fanden sich in zwei Weihern in der näheren Umgebung Basels immer in grosser Zahl und liessen sich, was weiter sehr wichtig ist, leicht füttern. Eine dritte Art, *Teutonia cometes* (Koch) (früher unter dem Namen *Teutonia primaria*) wurde nur für einige wenige Kontrollversuche verwendet. Sie musste darum ausgeschaltet werden, weil sie nur im Herbst im Laufe zweier Monate in grösserer Zahl gefunden werden konnte, während die beiden ersten Versuchstiere zu jeder Jahreszeit gefangen werden konnten. Neben diesen drei Arten wurden mit Hilfe eines Plankton-Netzes in weitaus geringerer Zahl Exemplare der folgenden Spezies aus den Weihern gefischt: *Pionacercus leuckarti* (Piers.), *Piona discrepans* (Koen.), *Brachypoda versicolor* (Müll.), *Neumania limosa* (Koch), *Hydrochoreutes krameri* (Piers.) und *Forelia liliacea* (Müll.). Nach jedem Fang wurden die einzelnen Arten aussortiert, wobei für die Fütterungsversuche nur die Exemplare der oben erwähnten Versuchstiere weiter beobachtet wurden.

Bei der Lebendbeobachtung unter dem Mikroskop lässt sich *Limnesia koenikei* in der Dorsalansicht ohne weiteres bestimmen, denn von sämtlichen in den beiden Weihern gefundenen Wassermilben ist die Gattung *Limnesia* die einzige, bei der die beiden Augen jeder Seite deutlich voneinander getrennt sind. Ein zweites Kriterium für die *Limnesia*-Arten sind die für die Gattung so typisch gebauten Hautdrüsen, die bei der darauffolgenden histologischen Untersuchung beinahe auf jedem Schnitt nachzuweisen sind (Abb. 4*a* und *b*). Das zweite Versuchstier, *Hygrobates longipalpis* kann durch den Bau der Epimeren und durch die Anordnung

der Genitalnäpfe ebenfalls sofort eindeutig bestimmt werden, sodass eine Verwechslung der Arten nicht möglich ist.

Da für die Beobachtung der Verdauungsvorgänge die Stufenuntersuchungen einzusetzen haben (vergleiche Hirsch 1915), so muss vorerst ein für alle Tiere mehr oder weniger gemeinsames Anfangsstadium gesucht werden. Ein solches Stadium ist der Zustand des Hungerns. Es kann später gezeigt werden, dass bei allen Versuchstieren nach einem achttägigen Hungern die Eiweissreserven im Darmepithel aufgebraucht sind, dass dagegen die Speicheldrüsen maximal angefüllt sind. Werden die Tiere in diesem Zustand gefüttert, so ist uns, was wenigstens den Eiweissstoffwechsel anbetrifft, die Gewissheit gegeben, dass die darauffolgenden Stadien weitgehend miteinander verglichen werden dürfen. Es muss schon hier mit allem Nachdruck darauf aufmerksam gemacht werden, dass bei der Verdauung grössere individuelle Schwankungen vorkommen. Diese hängen ab: 1. vom Alter der Versuchstiere (jüngere Tiere verdauen viel rascher als ältere), 2. von der Menge des Reservefettes (siehe weiter unten) und 3. von der Menge der aufgenommenen Nahrung (Grösse der Beute etc.).

Die beiden Arten greifen ihre eigenen Artgenossen nicht an, und so können die Tiere in grösserer Zahl bei normaler Zimmertemperatur in Glasgefässen gehalten werden. Es hat sich bei den Hungerversuchen bald herausgestellt, dass der anfänglich täglich durchgeführte Wasserwechsel gar nicht notwendig ist, denn beide Arten leben nach vier Wochen immer noch im gleichen Wasser, ohne dass nur ein Tier eingeht. Eine Ausnahme bilden einzig die reifen Weibchen von *Hygrobates longipalpis*, die nach der Eiablage meist sofort eingehen. Da sie nur in Ausnahmefällen Insektenlarven anfallen und aussaugen, sind sie für die Stufenuntersuchungen immer ausgeschaltet worden.

Die beiden Arten sind sehr widerstandsfähig. *Hygrobates longipalpis* hält eine Hungerperiode bis zu einem Monat aus, *Limnesia koenikei* bis zu drei Monaten (die quellbewohnende Hydracarine *Panisus michaeli* (Koen.) sogar sechs Monate !). Für die Fütterungsversuche sind solche extreme Hungertiere nie verwendet worden, da für die histologische Untersuchung der Vorgänge im Darmepithel genaue Zeitangaben über Beginn der Fütterung, Dauer des Saugens und Zeitpunkt der Fixierung notwendig sind, und diese extremen

Hungertiere nicht sofort mit dem Saugen beginnen (die Beute wird manchmal erst nach einigen Tagen angefallen).

Als Futtertiere sind für alle Hauptversuche immer nur die Larven der Ephemeride *Cloëon dipterum* (L.) verwendet worden und nur in wenigen Vergleichsfällen Fliegen- oder Chironomiden-Larven. *Tubifex*, Daphnien und andere Entomostracen werden von keinem der Versuchstiere angenommen. Sämtliche Versuche sind auf die folgende Art durchgeführt worden: Eine Ephemeriden-Larve wird mit der Pincette am Kopf kräftig gepackt und dadurch etwas gelähmt, dann wird sie in ein Gefäss mit einer Wassermilbe zusammengebracht. Die Milbe schwimmt einige Zeit wahllos umher, kann sogar manchmal die Beute berühren, ohne sie anzufallen. Plötzlich wird die Larve an irgend einer Stelle mit den Palpen angepackt, und die Mandibeln reissen eine Öffnung in die Haut des Opfers. Die Ephemeriden-Larve reagiert darauf mit heftigen Zuckbewegungen. Da sie aber etwas gelähmt ist, so dauern diese Abwehrbewegungen nicht allzu lang, und nur in den wenigsten Fällen gelingt es der Larve den Angreifer abzuschütteln. Handelt es sich beim Versuch um ein Exemplar von *Hygrobates longipalpis*, so hält sich die Milbe mit den Palpen (und manchmal auch mit den ersten drei Beinpaaren) an der Beute fest und verhält sich 10-20 Minuten regungslos. Dann beginnt sie mit dem vierten Beinpaar rotierende Bewegungen auszuführen, indem sie jedes Bein alternierend von hinten nach vorn seitwärts über den Körper streicht. Diese so auffallende Bewegung ist nicht nur bei saugenden Tieren von *Hygrobates longipalpis* beobachtet worden, sondern auch bei einigen anderen Arten, wie z. B. *Limnesia koenikei*, *Teutonia cometes* und *Piona coccinea* (Koch). Ich glaube aber nicht, dass sie für alle Hydracarinen typisch ist, denn sie lässt sich bei *Limnochares aquatica* (L.) (früher als *Limnochares holosericea* (de Geer) beschrieben) nicht nachweisen. Aus diesem Grunde ist es auch erklärlich, warum diese so merkwürdige Beinbewegung bis jetzt noch nie beschrieben worden ist.

Während der Ruheperiode der ersten 10-20 Minuten sind die Speicheldrüsen entleert worden, das Speichelsekret löst die Gewebe auf, und nach 10 Minuten beginnt das Einsaugen der Nahrungsflüssigkeit. Dabei entsteht in der Beute ein Saftstrom, der zum Munde fliesst. Die Saugbewegung des Pharynx kann unter dem Mikroskop deutlich beobachtet werden, und da die rotierende

Bewegung des vierten Beinpaars nur während des Saugaktes anhält, so muss angenommen werden, dass die beiden Bewegungen in einem gewissen Zusammenhang stehen. Die Wassermilbe hält sich nun 1-2 Stunden immer an der gleichen Stelle fest. Die rotierende Bewegung des vierten Beinpaares wird nur alle 20 bis 30 Minuten durch eine Ruhepause von ca. 5 Minuten unterbrochen. Während dieser Zeit wird wahrscheinlich das inzwischen neu produzierte Speichelsekret entleert (siehe Kap. 5). Die *Cloëon*-Larve hat inzwischen mit ihren zuckenden Bewegungen aufgehört, und nur das Schlagen der Kiemenblättchen verrät uns, dass das Tier immer noch lebt. Drei Stunden nach Versuchsbeginn sind alle Beutetiere eingegangen. Der Tod ist sicher nicht nur auf das anfängliche Lähmen der Larven zurückzuführen, denn Versuche haben zeigen können, dass die etwas gelähmten Ephemeriden-Larven noch einige Tage leben können. Aus dieser Beobachtung kann der Schluss gezogen werden, dass das Speichelsekret eine toxische Wirkung besitzen muss, denn Larven, die von Milben angestochen, von ihnen aber sofort befreit worden sind, gehen sehr rasch ein. Das Speicheldrüsensekret löst die Gewebe restlos auf. So kann z. B. eine *Anopheles*-Larve von drei Exemplaren von *Hygrobates longipalpis* vollständig ausgesaugt werden, so dass am Schluss nur noch die leere, chitinöse Haut übrig bleibt. Wir haben es also hier mit einem typischen Fall von extrakorporeller (präoraler) Verdauung zu tun.

Wie schon erwähnt dauert das Einpumpen der Nahrungsflüssigkeit bei *Hygrobates longipalpis* im Maximum zwei Stunden. Diese Periode soll von nun an als Saugakt bezeichnet werden. Der Saugakt kann scheinbar bis zu sechs Stunden dauern, indem die Milbe längere Zeit bei ihrer Beute bleibt. Das genaue Studium lässt jedoch sofort erkennen, dass sich die Wassermilbe weder mit den Mandibeln noch mit den Palpen an der Beute festhält; es handelt sich hier also nur um eine gewöhnliche Ruhestellung. In den meisten Fällen schwimmt die Milbe nach Schluss des Saugaktes davon und verhält sich während des darauffolgenden Tages ruhig auf dem Boden des Aquariums. Die Verdauung der Nahrungsflüssigkeit hängt mit dieser Ruheperiode zusammen, denn erst nach 24 Stunden wird eine neue Beute angefallen.

Die Versuchstiere von *Limnesia koenikei* verhalten sich beinahe gleich wie die von *Hygrobates longipalpis*. Auch hier wird die

Beute bei einem zufälligen Berühren mit den Palpen angepackt, und die Mandibeln reissen in die Haut des Opfers eine Wunde. Während bei *Hygrobates* eine Ruheperiode von 10-20 Minuten eintritt, beginnt bei *Limnesia* sofort die rotierende Bewegung des vierten Beinpaares. Sie dauert so lange an, bis das Tier nach 20-30 Minuten eine neue Stelle aufsucht und auch dort sofort mit dem Saugen beginnt. Dieser Wechsel kann noch mehrere Male erfolgen, bis schliesslich nach 2-4 Stunden das Darmlumen prall mit dem Nahrungsbrei gefüllt ist. In diesem Zeitpunkt verlässt die Wassermilbe ihre Beute und verbleibt für die nächsten Stunden ruhig auf dem Boden des Aquariums. Es ist mir nie gelungen, auch nur ein Exemplar von *Limnesia koenikei* schon nach 24 Stunden erneut zum Saugen zu bringen. Erst nach 36 Stunden, d. h. wenn im Darmlumen keine Nahrungsflüssigkeit mehr liegt, wird die Beute, wenn auch etwas zögernd, wieder angefallen.

Es mag vielleicht merkwürdig erscheinen, dass Wassermilben, die höchstens 2 mm gross sind, Ephemeriden-Larven anfallen sollen, die ihren Angreifer an Grösse um ein Vielfaches überbieten, und der Einwand mag berechtigt erscheinen, dass unter natürlichen Bedingungen niemals so grosse Tiere angegriffen werden können. Es ist mir aber beim Fang von Hydracarinen wiederholt aufgefallen, dass eine oder mehrere Wassermilben an einer grossen Ephemeriden-Larve sitzen können, und dass nach kürzester Zeit das Tier vollständig ausgesaugt ist. Damit hoffe ich gezeigt zu haben, dass meine Fütterungsversuche mit *Cloëon*-Larven den natürlichen Bedingungen entsprechen.

Eine weitere Beobachtung soll hier noch angeschlossen werden. Bei beiden Versuchstieren sind keinerlei Anzeichen einer eigenen Darmmuskulatur zu erkennen, und trotzdem kann bei der Lebendbeobachtung der Tiere die Feststellung gemacht werden, dass der dunkelbraune Darm im Körper der Wassermilbe deutliche Bewegungen ausführt. Diese sind wahrscheinlich durch die Kontraktion und Dilatation der dorsoventralen Muskelzüge bedingt, denn diese Muskeln berühren den Darm an verschiedenen Stellen, so dass eine Bewegung der Muskeln leicht auf den Darm übertragen werden kann.

Schliesslich muss hier noch ein weiteres Problem behandelt werden. Bei der Betrachtung lebender Hydracarinen fällt der dunkelbraun gefärbte Mitteldarm sofort auf. Es ist eine um-

strittene Frage, woher die braune Farbe des Darms stammt; denn einige Autoren behaupten, dass sie von der aufgenommenen Nahrung stammen soll, andere hingegen glauben, dass diese Farbe eine Eigenfarbe sein müsse. Beim Fang zahlreicher Exemplare von *Hygrobates longipalpis* finden sich immer teils graubraune, teils rotbraune Tiere. Lässt man diese hungern, so nehmen alle Exemplare nach einigen Tagen eine graubraune Farbe an. Zwei bis 3 Stunden nach der Fütterung mit *Cloëon*-Larven sind dann alle wieder rotbraun gefärbt. Bei den Fütterungsversuchen mit *Limnesia koenikei* habe ich eine entsprechende Beobachtung machen können. Werden nämlich die hungernden Tiere dieser Art mit roten Chironomiden-Larven gefüttert, so wird der gelbbraune Mitteldarm nach der Nahrungsaufnahme rötlich angefärbt und behält diese Farbe bis zu zwei Tagen nach der Fütterung. Erst wenn die Nahrung von den Darmzellen aufgenommen worden ist, verschwindet die rötliche Tönung. Aus diesen beiden Beobachtungen kann darum der Schluss gezogen werden, dass, wenigstens bei den beiden Versuchstieren, die rötliche Farbe des Mitteldarms weitgehend durch die Nahrung bestimmt wird.

Die Beobachtungen über das Verhalten des Exkretionsorgans während einer Verdauungsphase werden in einem besonderen Kapitel dieser Arbeit behandelt.

III. Die Verdauungsvorgänge im Mitteldarm.

A. *Die Eiweissverdauung.*

a) *Einleitende Bemerkungen.*

In allen der bis jetzt erschienenen Arbeiten über die Anatomie und Histologie der Hydracarinen wird der Mitteldarm nur soweit beschrieben, als eine histologische Untersuchung von solchen Tieren es zulässt, über deren Ernährungszustand nichts näher bekannt ist. Sig Thor (1903) macht zwar in seiner vergleichenden Studie über die Anatomie der prostigmatischen Milben Angaben, wie die Verdauungsvorgänge dieser Tiere erforscht werden könnten. Er hat es aber unterlassen, die so wichtigen Stufenuntersuchungen selbst durchzuführen und spricht über die Verdauung der Wassermilben nur Vermutungen aus, die durch ein genaues Studium ohne weiteres widerlegt werden können. Da in der Literatur sonst keinerlei Hinweise über die Verdauungsvorgänge der Hydracarinen zu finden sind, so kann ich darauf verzichten, die Arbeiten der früheren Autoren zu berücksichtigen; insbesondere da über *Limnesia koenikei* und *Hygrobates longipalpis* keine ausführlichen Beschreibungen vorliegen.

Das Darmsystem aller Hydracarinen besteht nur aus einem Vorder- und Mitteldarm. Der Enddarm ist vollständig zurückgebildet, und so muss schon zum voraus mit besondern Vorgängen im Verdauungsprozess der Wassermilben gerechnet werden. Der Vorderdarm zerfällt in einen stark chitinösen Pharynx, der als Druck- und Saugpumpe wirkt und in den Ösophag, der als dünner, elastischer Schlauch die Ganglionmasse durchsetzt und von unten her in den zentralen Teil des Mitteldarms einmündet. Dieser füllt im normalen Zustand etwa $^3/_4$ der gesamten Leibeshöhle aus und schimmert bei den meisten Wassermilben (vor allem bei den *Hygrobatae*) als bräunliche Masse durch die Haut. Der zentrale Teil (in Abb. 1 mit Z bezeichnet) wird von den älteren Autoren auch mit dem Ausdruck „Zentralmagen" belegt, ohne dass er sich

aber in seinem histologischen Aufbau von dem übrigen Mitteldarm unterscheidet. Dieser Zentralmagen entlässt nun nach vorn drei Darmausbuchtungen, sodass im vorderen Gebiet der Wassermilbe der typische dreigeteilte Hydracarinen-Mitteldarm entsteht. Nach hinten gehen vom zentralen Teil im wesentlichen nur zwei Darmaussackungen aus. Diese verhalten sich bei den beiden Versuchstieren jedoch verschieden. Bei *Hygrobates longipalpis* (Abb. 1 *b*)

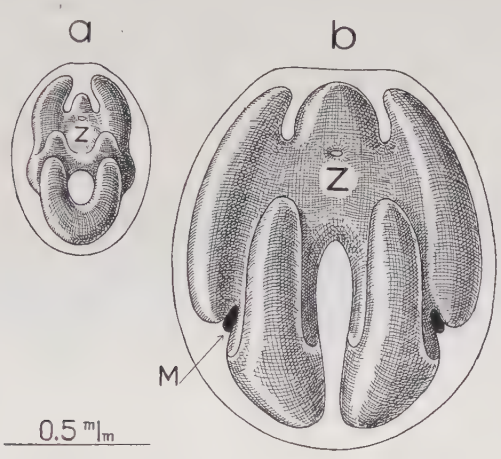


Abb. 1. — *Ventralansicht des Mitteldarms der beiden Versuchstiere.* *a* = *Limnesia koenikei.* *b* = *Hygrobates longipalpis.* Z = Zentralmagen. M = dorsoventraler Muskel. Bei Z ist die Einmündung des Ösophags in den Mitteldarm als kleines Oval angegeben.

dehnt sich auf jeder Seite der Medianen eine Aussackung so stark nach hinten aus, dass sie im hintersten Teil ventralwärts umgelegt wird und als etwas schmälerer Blindsack bis in die Gegend des Ganglions wieder nach vorne vorstösst. Durch einen dorsoventral verlaufenden Muskel (M in Abb. 1 *b*) erhält jeder dieser beiden Blindsäcke auf der lateralen Seite noch eine kleine Einbuchtung. Auch bei *Limnesia koenikei* (Abb. 1 *a*) lassen sich die beiden hinteren Darmaussackungen verfolgen, nur mit dem Unterschied, dass sie im hintersten Gebiet miteinander verschmelzen und so einen Darmring entstehen lassen, der auf der ventralen Seite noch je zwei kleinere Blindsäcke nach vorne sendet. Auf die morphologischen Deutungen der beiden Darmformen kann ich mich hier

nicht weiter einlassen, da später in einer besonderen Arbeit das Problem der Morphologie und Evolution des Hydracarinendarms eingehend behandelt werden soll.

Untersuchen wir auf Schnitten den Mitteldarm aller Hydracarinen, so kann die erste wichtige Tatsache festgestellt werden, dass im gesamten Darmgebiet die gleichen Zelltypen zu finden sind. Bis in alle Darmausbuchtungen hinein ist immer das gleiche histologische Bild zu erkennen, sodass Vitzthums Vorschlag berechtigt ist, nicht von Blindsäcken zu reden, sondern wegen des einheitlichen histologischen Aufbaus den Ausdruck „Darmaussackungen" zu verwenden. Die Darmzellen sind überall ungefähr gleich gross, einzig auf der ventralen Fläche des Zentralmagens ist das Darmepithel hochschichtig. Da dieser zentrale Teil aus denselben Zelltypen aufgebaut ist wie das übrige Darmgebiet, und da das hochschichtige Epithel während der Verdauung keine Ausnahmeerscheinungen zeigt, so braucht es in den folgenden Besprechungen nicht besonders berücksichtigt zu werden. Es scheint in irgend einem Zusammenhang mit der tubulösen Speicheldrüse zu stehen, denn es ist vor allem dort sehr hoch, wo es mit dem geschlängelten Teil dieser Drüse in engste Berührung kommt (siehe Kap. 5).

Nach den meisten Autoren soll das Darmgewebe aus zwei Schichten aufgebaut sein, aus einer feinen Basalmembran oder Tunica propria und aus den eigentlichen Darmzellen. Schmidt (1936) will sogar bei *Diplodontus despiciens* in der Basalmembran hin und wieder kleine Kerne erkannt haben. Da bei den Versuchstieren die Basalmembran äusserst dünn ist, so können hier über den Bau dieser Schicht keine weiteren Angaben gemacht werden.

Die einzelnen Phasen des Verdauungsprozesses sind vor allem klar in *Limnesia koenikei* zu erkennen, und so soll die Verdauung vorerst nur bei dieser Art beschrieben werden. In einem besonderen Abschnitt dieses Kapitels sollen aber auch die bei *Hygrobates longipalpis* und *Teutonia cometes* gemachten Beobachtungen verwertet werden. Die Verdauung der Wassermilben ist also bei drei verschiedenen Arten näher untersucht worden. Es ist klar, dass die aus dem Studium dieser drei Versuchstiere gewonnenen Erkenntnisse nicht ausreichen, um eine allgemein gültige Theorie über die Verdauung der Hydracarinen zu geben, aber trotzdem

glaube ich, dass ich die Verdauungsvorgänge dieser Tiergruppe in ihren wesentlichen Zügen aufgedeckt habe.

In einem Tier, das unmittelbar nach dem Fang fixiert worden ist, und über dessen Ernährungszustand demnach nichts bekannt ist, können im histologischen Bild unvoreingenommen die drei folgenden Zellarten festgestellt werden (siehe Abb. 2):

1. Am auffälligsten sind die dunkeln Zellen (von nun an in den Abbildungen mit Ex bezeichnet), die als kolbige Anschwellungen aus dem Zellverband ins Darmlumen hinausragen. Sie enthalten neben einer dunkeln Grundsubstanz, die sich nach der Millot- und Prenantfärbung immer intensiv grün färbt, zahlreiche kleine und

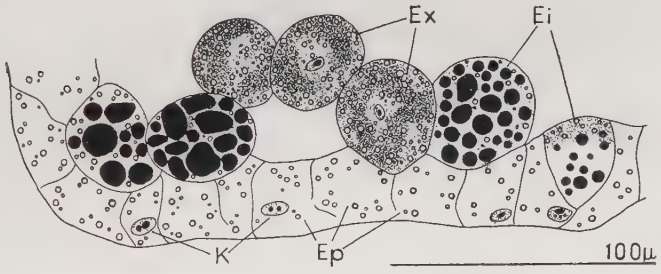


Abb. 2. — *Limnesia koenikei.*

Darmausschnitt eines normal ernährten Tieres. Ep = Epithelzellen. Ei = Eiweisszellen. Ex = Exkretzellen. K = Kerne. Die grossen, schwarzen Kugeln stellen das Reserve-Eiweiss dar, die kleinen Ringe die Exkretkörner. In den Exkretzellen die grüne Grundsubstanz als punktierte Fläche.

kleinste Kügelchen, die stark lichtbrechend sind. Es handelt sich bei diesen Kugeln ohne Zweifel um die Endprodukte des intrazellulären Stoffwechsels. Den Beweis, dass es sich um Exkrete handeln muss, werde ich später noch bringen, belege aber diese Zellen schon jetzt mit dem Ausdruck „Exkretzellen".

2. Den zweiten Typus stellen ovale Zellen dar (von nun an in den Abbildungen mit Ei bezeichnet), die mit mehr oder weniger zahlreichen, verschieden grossen Eiweisskugeln gefüllt sind und darum von nun an als „Eiweisszellen" angeführt werden sollen. Sie enthalten ebenfalls zahlreiche Exkretkügelchen, wenn auch nicht in so grossen Ausmassen wie die Exkretzellen.

3. Während die ersten zwei Zelltypen nicht in direkter Verbindung mit der Basalmembran stehen, liegen die Zellen des dritten Typus (von nun an in den Abbildungen mit Ep bezeichnet) immer mit ihrer ganzen Basis der Tunica propria auf. Diese Zellen werden, da sie neben dem Plasma und dem Kern nichts zu enthalten scheinen, von mehreren Autoren als „embryonale" Zellen bezeichnet. Diese Ansicht ist sicher falsch, denn die eigentlichen embryonalen Zellen sehen anders aus (der Kern füllt beinahe die ganze Zelle aus!). Darum soll dieser Zelltypus von nun an unter der Bezeichnung „Epithelzellen" erscheinen, denn diese Zellen sind in der Tat epithelial angeordnet. Sie enthalten ebenfalls die kleinen Exkretkugeln, aber immer in bedeutend kleinerer Zahl als die beiden anderen Zellarten.

Diese drei Zelltypen finden sich in allen guternährten Exemplaren von *Limnesia koenikei*, und zwar in einer solchen Reihenfolge, dass die meist flachen Epithelzellen ganz auf der Basalmembran liegen und so eine erste Lage von Zellen bilden. Eine zweite, nicht immer zusammenhängende, daraufliegende Schicht wird durch die Eiweisszellen angelegt, und zuletzt folgen die Exkretzellen, die sich in jungen Tieren in unregelmässiger Anordnung ins Darmlumen vorwölben. Bei alten Tieren können diese Zellen sogar eine dritte Schicht bilden (siehe auch Abb. 4).

Lässt man die Versuchstiere längere Zeit hungern, so kann leicht der Beweis erbracht werden, dass von der kleinsten Epithelzelle bis zur grössten Exkretzelle alle Übergänge vorliegen. Die drei oben aufgestellten Zelltypen lassen sich darum letzten Endes auf einen einzigen Zelltypus zurückführen. Da sich aber jede Zellart während der Verdauung verschieden verhält, so ist es vorteilhaft, die obige Einteilung für die folgenden Beschreibungen beizubehalten.

b) *Der Darm im Hungerzustand.*

Zuerst kann die wichtige Feststellung gemacht werden, dass die Eiweisskugeln während des Hungerns immer mehr an Grösse und Zahl abnehmen und nach 5-8 Tagen vollständig verschwunden sind. Das Tier hat also das in den Darmzellen aufbewahrte Eiweiss restlos aufgebraucht. Durch den Fettnachweis kann aber gezeigt werden, dass das Fett noch in grossen Mengen in den Epithel-

zellen aufgespeichert ist, und so lässt sich aus dieser Tatsache die wichtige Erkenntnis ableiten, dass von den beiden Reservestoffen (Fett und Eiweiss) zuerst das Eiweiss abgebaut wird.

In Abbildung 3 ist das Darmepithel eines Tieres gezeichnet worden, das 45 Tage lang bei gewöhnlicher Zimmertemperatur (ca. 18°) gehungert hatte. Die Eiweisskugeln sind schon längstens verschwunden, und darum erscheinen die Eiweisszellen leer. Die Epithel- und Exkretzellen können dagegen immer noch durch ihre typische Gestalt erkannt werden. Die Höhe des gesamten Darmepithels beträgt durchschnittlich 20-30 μ (im Gebiet des

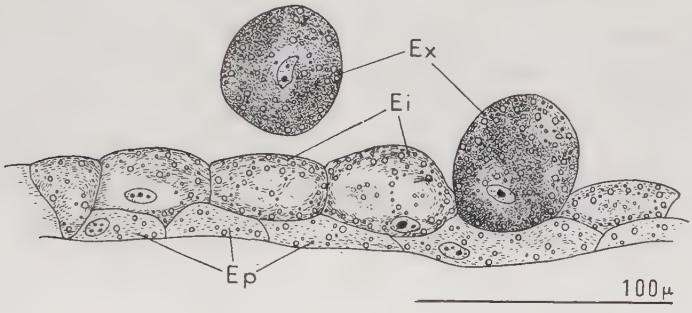


Abb. 3. — *Limnesia koenikei.*
Darmausschnitt eines 45 Tage lang hungernden Tieres. Die grüne Grundsubstanz als punktierte Fläche, das Plasma als gestrichelte Fläche.

hochschichtigen Epithels bis zu 80 μ). Die Breite der einzelnen Zellen ist verschieden. Der Kern ist in allen Zellen gleich gebaut und enthält in seinem Innern immer mehrere Nucleoli. Seine Lage ist nicht streng fixiert. Er liegt zwar in den meisten Fällen in der Mitte der Zelle, kann aber auch basal verlagert sein. Während des Verdauungsprozesses scheint er seine Lage nicht zu verändern. Alle Zellen sind relativ arm an Plasma, und nur im distalen Teil der ans Darmlumen grenzenden Eiweisszellen ist eine deutlich wahrnehmbare plasmatische Zone vorhanden. Die Exkretzellen erreichen im Durchmesser eine maximale Grösse von 50 μ. Sie wölben sich stark ins Lumen hinaus und stehen in vielen Fällen nur auf einer kleinen Fläche mit dem übrigen Darmgewebe in Verbindung. In der Literatur werden diese Exkretzellen immer erwähnt. Es wird von ihnen behauptet, dass sie als Kugeln ab-

geschnürt werden und darum frei im Darmlumen liegen sollen. In der Tat täuschen zahlreiche Schnittpräparate diesen Zustand vor. Wird aber eine solche „freie" Zelle auf einer vollständigen Schnittserie verfolgt, so findet sich immer eine Stelle, wo die Kugel in einwandfreiem Zusammenhang mit dem Darmepithel steht. So hängt die in Abbildung 3 dargestellte „freie" Exkretzelle schon auf dem übernächsten Schnitt mit dem Darmgewebe zusammen. Aus der gleichen Abbildung ist ferner zu sehen, dass in der Tat alle Übergänge zwischen Epithel- und Exkretzellen vorliegen. Die Epithelzellen sind flach und enthalten nur wenig Plasma. Die äusserste Zelle links kann als Übergangsstadium zur Eiweisszelle bewertet werden, denn sie hängt einerseits noch mit der Basalmembran zusammen, anderseits können aber gerade in solchen Zellen bei normal ernährten Tieren schon einige wenige Eiweisskugeln liegen (Abb. 2). Es ist selbstverständlich, dass nicht alle Eiweisszellen gleich ausgebildet sein müssen. Die einen sind noch flach und enthalten wenige Exkretkugeln, die andern dagegen wölben sich schon deutlich in das Darmlumen hinaus und schliessen in ihrem Innern zahlreiche Exkretkugeln ein. Sie nehmen nach der Prenantfärbung eine leicht grünliche Farbe an und nähern sich durch den Besitz dieser „grünen Grundsubstanz", die deutlich vom Plasma zu unterscheiden ist, schon dem Typus der Exkretzellen. Im normalen Ernährungszustand enthalten die Eiweisszellen so viele Eiweisskugeln, dass die grüne Grundsubstanz von ihnen vollständig überdeckt wird (Abb. 2).

Jede Darmzelle im Mitteldarm der Hydracarinen macht also einen Umwandlungsprozess durch, und zwar in der Reihenfolge, dass die Epithelzellen als unverbrauchte Zellen allmählich die Funktion von verdauenden Zellen annehmen (Eiweisszellen) und sich schliesslich in Exkretzellen verwandeln.

Lässt man die Versuchstiere extrem lang hungern, so machen sich nach dem zweiten Monat die typischen Zerfallsprozesse bemerkbar. Die Wände der Exkretzellen platzen, so dass die Exkrete frei im Darmlumen liegen. Die übrigen Darmzellen schrumpfen ein, und die Zellwände sind nicht mehr deutlich wahrnehmbar. Nach dem dritten Monat sind die Speicheldrüsen so zerfallen, dass sie nicht mehr funktionsfähig sind. Eine Nahrungsaufnahme ist nicht mehr möglich, und das Tier geht ein.

c) *Die Exkretzellen.*

In Abbildung 4 sind zwei an ungefähr der gleichen Stelle ausgeführte Querschnitte von Tieren einander gegenüber gestellt worden, von denen das erste noch „jung" ist, d. h. es muss erst vor kurzem die Verwandlung von der Nymphe zur Imago *(Prosopon)* durchgemacht haben. Das zweite Tier ist etwa ein Monat später fixiert worden. Die Anzahl der Exkretzellen ist hier bedeutend grösser als beim ersten Tier, und eine deutliche Grössenzunahme der einzelnen Zellen dieses Typus ist wahrzunehmen.

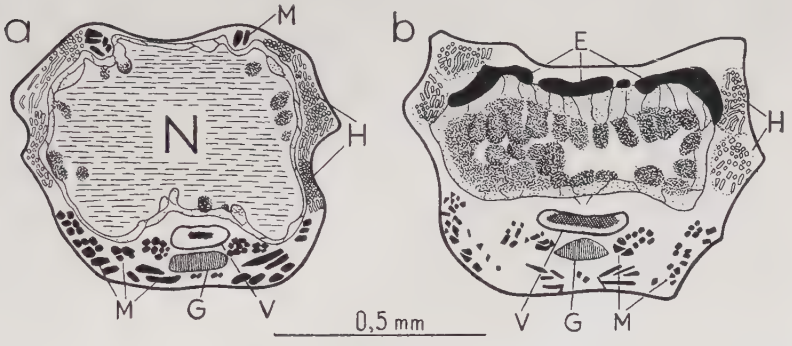


Abb. 4. — *Limnesia koenikei.*
Zwei an derselben Stelle ausgeführte Querschnitte. *a* = junge Imago, während der Nahrungsaufnahme fixiert. *b* = ältere, hungernde Imago, ca. 1 Monat älter. E = Exkretionsorgan. G = Gehirn. H = Hautdrüsen. N = Nahrungsbrei. M = Muskulatur. V = Vas deferens.

In einem weiblichen Tier, das kurz vor oder nach der Eiablage fixiert worden ist, füllen dann die Exkretzellen das ganze Darmlumen aus, so dass die Aufnahme von Nahrungsbrei verunmöglicht wird. Piersig (1901) erwähnt nun in seinem Sammelwerk „Deutschlands Hydrachniden", dass bei der Lebendbeobachtung von *Limnesia koenikei* am Darm kleine schwärzliche Flecken auffallen. Diese schwarzen Punkte sind nichts anderes als die einzelnen Exkretzellen, die mit zunehmendem Alter an Zahl immer mehr zunehmen, so dass schliesslich alte Tiere beinahe schwarz aussehen, während die Darmfarbe bei jungen Exemplaren noch schmutzig gelb bis grünlich ist.

Die Zahl der Exkretzellen vergrössert sich also im Laufe des

Lebens, und schliesslich wird das ganze Darmlumen von den Exkretzellen ausgefüllt. Es können dann sogar mehrere Lagen dieser Zellen übereinander liegen. Die ältesten Exkretzellen scheinen in Auflösung begriffen zu sein, so dass dann, aber nur an ganz alten Tieren, die Exkretkugeln anscheinend frei werden. Es ist zwar in diesem Falle auch möglich, dass die Exkretzellen beim Eindringen der Fixierungsflüssigkeit geplatzt sind, so dass weder ein Loslösen der Zellen vom Darmgewebe, noch ein Zerfallsprozess stattzufinden braucht.

An dieser Stelle kann auch noch bewiesen werden, dass die Exkretzellen wirklich als solche betrachtet werden müssen. Schon die Tatsache, dass diese Zellen mit zunehmendem Alter an Zahl vermehrt werden, muss uns zum Schlusse zwingen, dass die in ihnen liegenden kleinen Kugeln und die grüne Grundsubstanz unverwertbare Endprodukte des intrazellulären Stoffwechsels sein müssen. In Landmilben werden die gleichen Zellen mit dem gleichen Inhalt beschrieben, nur dass sie bei diesen Tieren wirklich ins Darmlumen abgestossen werden, dort sich auflösen und mit den guaninhaltigen Stoffen des Exkretionsorgans zusammen durch den After entleert werden. Es handelt sich also bei den Landmilben um eindeutige Exkretzellen, die, zu weiterer verdauenden Tätigkeit unfähig, vom Organismus aufgegeben und durch andere Zellen ersetzt worden sind. Da bei den Hydracarinen der Enddarm fehlt, so können die Exkrete gar nicht aus dem Körper weggeführt werden, und die Exkretzellen bleiben eben während des ganzen imaginalen Lebens in einer mehr oder weniger stark ausgeprägten Verbindung mit dem Darmgewebe.

R. Roesler (1934) hat in *Ixodes* die kleinen, in den Darmzellen liegenden Exkretkügelchen auf ihr chemisches Verhalten hin untersucht und einige Löslichkeitsversuche vorgenommen. Ich habe an *Teutonia cometes* entsprechende Versuche durchgeführt und dabei die gleichen Resultate erhalten. In beiden Fällen ist eine schnelle Löslichkeit aller Exkretkugeln durch KOH, NaOH, NH_3, H_2SO_4, HNO_3, Li_2CO_3 und $Na_2B_4O_7$ nachgewiesen worden. In HCl werden hingegen in beiden Fällen die Exkretkörner nicht aufgelöst. Es zeigt sich damit, dass sich die Exkretkugeln bei den zwei verschiedenartigen Vertretern der Acarinen genau gleich verhalten. Roesler glaubt auf Grund seiner Versuche sagen zu können, dass diese kugeligen Exkretstoffe nicht aus Guanin auf-

gebaut sein können. Harnsäure soll aber ebenfalls nicht in Frage kommen.

Während die Exkretkügelchen in allen Zellen des Mitteldarms nachzuweisen sind, in den Epithelzellen zwar nur in äusserst geringen Mengen, so ist die sogenannte grüne Grundsubstanz in den Exkretzellen stark, in den Eiweisszellen nur schwach vertreten. Sie ist bei stärkster Vergrösserung als ausserordentlich feines Gerinnsel zu erkennen, das sich stellenweise anhäuft, sodass bei schwacher Vergrösserung die Grundsubstanz unregelmässig gefleckt erscheint. Es muss sich auch hier um Endprodukte des intrazellulären Stoffwechsels handeln, denn mit zunehmendem Alter wird auch diese Substanz in den Zellen angehäuft. Über ihren chemischen Aufbau kann aber nichts ausgesagt werden.

Auf ein merkwürdiges Verhalten der Exkretkugeln muss hier noch aufmerksam gemacht werden. In den meisten Tieren, die nach Duboscq-Brazil fixiert wurden, sind fast alle Kugeln verschwunden. Nur einige wenige, ca. 2,5 μ grosse Exkretkugeln liegen noch in den Zellen, und es ist anzunehmen, dass diese Exkretkörner darum so widerstandsfähig gegen gewisse chemische Reagenzien sind, weil sie schon seit langem in den Zellen gebildet worden sind und als alte, stark verhärtete Substanzen nicht mehr gelöst werden können. Die kleineren und darum erst kürzlich entstandenen Exkretkörner verschwinden dagegen immer nach einer Duboscq-Brazil Fixierung. Um zu ermitteln, welcher Bestandteil der Fixierungsflüssigkeit die Auflösung verursacht, sind mehrere Kontrollversuche durchgeführt worden, die leider kein einwandfreies Resultat ergeben haben. Um irrige Ansichten über die Vorgänge in den Zellen zu vermeiden, sind für das Studium der Verdauungsvorgänge nur nach Zenker fixierte Schnittpräparate untersucht worden. Diese Fixierung hat zwar den Nachteil, dass die Kerne und Zellwände nur in den wenigsten Fällen sichtbar werden, weil sie immer durch zahlreiche Exkretkugeln verdeckt werden. Dafür wird uns aber ein getreues Abbild der Zellstruktur gegeben. Sollen hingegen die Kerne und Zellgrenzen genauer studiert werden, so ist die Fixierung nach Duboscq-Brazil geeigneter, weil durch sie die meisten, wenn nicht gar alle, Exkretkugeln aufgelöst werden.

d) *Die Nahrungsaufnahme und ihre Auswirkungen.*

Schon fünf Minuten nach Beginn des Saugaktes finden sich im Darminnern schwach erkennbare Ansammlungen des Nahrungsbreis. Zuerst füllt sich der Zentralmagen und dann die verschiedenen Darmaussackungen. Nach einer Stunde kann bei einigen Tieren das Lumen schon maximal gefüllt sein. In den meisten Fällen trifft dies jedoch erst nach zwei Stunden ein. Im Hungerzustand (Abb. 4 *b*) ist das Epithel 20-30 μ hoch, die Zellgrenzen sind ohne Ausnahme gut zu verfolgen. Der Kern liegt basal, höchstens zentral. Die basale Zone des Epithels kann sogar manchmal in Falten gelegt sein. Mit dem Eindringen des Nahrungsbreis in das Darmlumen ändert sich dieser Zustand (Abb. 4 *a*). Die Nahrungsflüssigkeit übt gegen das Darmepithel einen Druck aus, der Mitteldarm dehnt sich beträchtlich aus, und seine Wandung wird an die Hypodermis und an die übrigen Organe gepresst. Wegen dieser Ausdehnung wird das Epithel abgeflacht und kann darum nur noch als schmaler, 5-10 μ hoher Zellsaum erkannt werden. Die Zellgrenzen sind sehr undeutlich. Sie können nach der Zenker-Fixierung wegen der zahlreichen sie überdeckenden Exkretkugeln nur schwer nachgewiesen werden. Das nach Duboscq-Brazil fixierte Material, in dem ja die meisten Exkretkügelchen aufgelöst worden sind, gestattet uns dagegen, die Zellgrenzen einwandfrei festzulegen. In der Literatur findet sich nun häufig die Ansicht, dass bei gewissen Tiergruppen während der Verdauung ein Darmsyncytium gebildet werde (vergleiche z. B. Hirsch 1926). Bei den Wassermilben könnte eine oberflächliche Prüfung von Schnittpräparaten (vor allem von Zenker-Material !) ebenfalls diese Ansicht aufkommen lassen. Durch die obige Feststellung ist aber gezeigt worden, dass bei den Hydracarinen während der Verdauung kein Darmsyncytium entsteht.

Durch das Abflachen des Darmepithels werden die Kerne nur soweit beeinflusst, als sie in geringem Masse komprimiert werden. Ich habe eine grössere Zahl von Kernen in den verschiedenen Phasen der Verdauung ausgemessen. Es scheint aber aus dem Zahlenmaterial hervorzugehen, dass die Kerngrösse konstant ist. Ferner wird die Gestalt des Kerns nur in wenigen Fällen verändert: nach der intrazellulären Verdauung liegen zahlreiche Eiweisskugeln in den Darmzellen. Da diese Kugeln auch an den Kern gepresst

werden, so erfährt seine sonst ovale Gestalt eine Veränderung, indem er nun eine mehr eckige Form annimmt (Abb. 7). Seine durchschnittliche Grösse verändert sich jedoch nicht. Der Nahrungsbrei stellt sich auf den Schnittpräparaten als ein völlig gleichmässiges Gerinnsel dar, das zum grössten Teil aus Eiweiss aufgebaut ist. Daneben ist das Fett in weitaus geringerer Menge vorhanden, und das Glykogen findet sich nur in einigen wenigen kleinen Tröpfchen. Die beinahe restlose Auflösung der Nahrung in einen homogenen Brei lässt sich nur auf die starke Fermentwirkung des Speicheldrüsensekrets zurückführen. Ein mechanisches Zerkleinern oder Zerkneten der Beute kommt hier nicht in Frage. Ich habe nur in wenigen Fällen kleinere Gewebereste in der Nahrungsflüssigkeit finden können. Aber auch diese werden von den Darmzellen aufgenommen, so dass nach höchstens 36 Stunden das Darmlumen wieder leer ist. Mit Hilfe von Osmium-Fixierungen kann zwar gezeigt werden, dass das scheinbar leere Darmlumen noch längere Zeit grössere Fettmengen enthält, die später auf eine besondere Art von den Darmzellen aufgenommen werden. Da das Problem der Fettverdauung in einem anderen Abschnitt dieser Arbeit behandelt werden muss, so kann ich vorläufig darauf verzichten, hierüber weitere Angaben zu machen.

Je nach der Menge der aufgenommenen Nahrung dauert die Verdauung der Eiweissubstanzen verschieden lang, und es muss hier nochmals darauf aufmerksam gemacht werden, dass innerhalb einer Stufenuntersuchung grössere individuelle Schwankungen auftreten können. So kann das Darmlumen bei einigen Tieren schon nach 14 Stunden wieder leer sein, bei anderen dagegen erst nach 36 Stunden. Für die Aufnahme neuer Nahrungsflüssigkeit ist dann der physiologische Zustand der Speicheldrüsen massgebend (siehe Kap. 5).

e) *Die Fermentbildung.*

In der Literatur finden sich zahlreiche Angaben, dass bei anderen Tiergruppen gewisse Darmzellen im Hungerzustand eine grössere Zahl von Vakuolen ausbilden. Diese werden nach dem Eintritt der Nahrung ins Darmlumen abgestossen und vermischen sich mit dem Nahrungsbrei. Es kann sich hier nur um die Bildung von Fermenten handeln, und darum werden diese Zellen auch mit

Recht als Drüsenzellen bezeichnet. Wird nun ein Schnittpräparat einer nur wenige Tage hungernden Wassermilbe näher untersucht, so können in gewissen Darmzellen grosse Vakuolen nachgewiesen werden, die nach der Millot-Färbung z. B. eine intensiv gelbe Farbe annehmen. Der Schluss liegt hier nahe, diesen Zellen eine Drüsenfunktion zuzuschreiben. Die eben erwähnten Vakuolen sind aber, wie dies schon früher gezeigt worden ist, nichts anderes als Eiweissreserven, denn sie verschwinden bei lang andauerndem Hungern (nach ca. 6-8 Tagen).

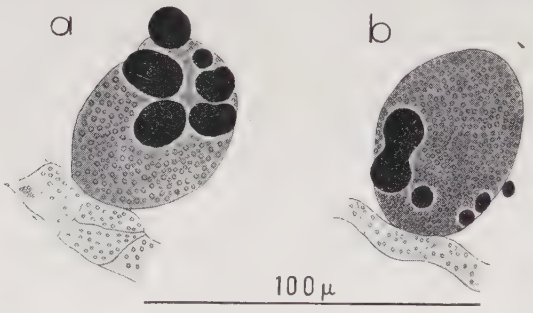


Abb. 5. — *Limnesia koenikei.*
Zwei Exkretzellen während der Fermentbildung. *a* = junges Tier, *b* = älteres Tier. Die schwarzen Flächen stellen die Fermentkugeln dar.

Es werden also während der Hungerperiode keine Fermente gebildet, und der oben erwähnte Typus einer Drüsenzelle fehlt bei den Hydracarinen. Erst mit dem Eindringen der Nahrungsflüssigkeit entstehen in den Exkretzellen bis zu 20 µ grosse, kugelige Vakuolen (Abb. 5). Diese werden ins Darmlumen abgestossen und zerfallen im Nahrungsbrei. Der Inhalt dieser Vakuolen kann nur aus Fermenten bestehen, denn nur Fermente werden mit der Nahrungsflüssigkeit vermischt.

Bei den Hydracarinen werden also ebenfalls von den Darmzellen Fermente gebildet, die aus der Zelle austreten und extrazellulär wirken. Merkwürdig ist bei diesen Tieren nur, dass die Fermente ausgerechnet in den Exkretzellen entstehen, also in Zellen, die voll von unverwertbaren Stoffen sind (Exkrete !), und denen man nicht ohne weiteres eine intensive Drüsentätigkeit zuschreiben würde.

In den wenigen typischen Exkretzellen einer sehr jungen Imago liegen nach dem Eindringen des Nahrungsbreis immer zahlreiche Fermentkugeln (bis zu 12 Stück), die sich so stark ausdehnen, dass die grüne Grundsubstanz und die Exkretkügelchen zusammengepresst werden (Abb. 5 *a*). In älteren Tieren entstehen in einer Exkretzelle entweder nur noch wenige (meistens 1-2) oder gar

keine Fermentvakuolen (Abb. 5 *b*). Dafür hat sich aber der Typus der Exkretzelle vermehrt, so dass die Fermentwirkung aller Zellen zusammen stets etwa dieselbe bleibt.

Es wäre interessant, in einer entwicklungsgeschichtlichen Studie die Frage über die Entstehung der Exkretzellen und damit auch der Fermentzellen abzuklären. In den Nymphen sind die Exkretzellen manchmal ebenso zahlreich vertreten wie in älteren Imagines. In den sehr jungen Imagines sind nur wenige Exkretzellen ausgebildet, und so muss eben angenommen werden, dass im Ruhezustand zwischen Nymphe und Imago wichtige histologische Veränderungen vor sich gehen, und zwar in dem Masse, dass eine eben geschlüpfte Imago keine Exkretzellen besitzen kann. Es ist mir leider nicht gelungen solche Tiere zu erhalten, und damit bleibt vorläufig auch die Frage offen, in welchen Mitteldarmzellen einer eben geschlüpften Imago oder Nymphe die Fermente gebildet werden.

Schon fünf Minuten nach Beginn des Saugaktes erscheinen im Innern der Exkretzellen mehrere kleine, schwach färbbare Kugeln, die unter sich verschmelzen und schliesslich als 20 μ grosse, intensiv gefärbte Vakuolen an der Peripherie der Zellen liegen (Abb. 5).

Diese Fermentkugeln können nicht mit den kugeligen Eiweissreserven verwechselt werden, denn in den Exkretzellen finden sich niemals die grossen Eiweisskugeln, und den letzteren geht ja auch die Fähigkeit ab, die Darmzellen als ganzes zu verlassen. Ferner färben sich die beiden Sorten von kugeligen Einschlüssen immer verschieden. Nach der Millot-Färbung z. B. nehmen die Fermentkugeln eine gelblichgrüne Farbe an, während die Eiweisskugeln intensiv rot oder gelb gefärbt werden. Auf zahlreichen Schnitten kann der Austritt der Kugeln gut beobachtet werden, denn an der Stelle, wo die Fermentvakuole die Zelle soeben verlassen hat, lässt sich noch deutlich eine Einbuchtung in der Exkretzelle nachweisen. Im Nahrungsbrei zerfallen die grossen Fermentkugeln sofort in zahlreiche, rötlich gefärbte Tröpfchen, die unregelmässig in der Nahrungsflüssigkeit verteilt sind. Sie büssen ihre starke Färbbarkeit immer mehr ein und können schliesslich im Nahrungsbrei nicht mehr erkannt werden.

Über die Wirkung des in den Exkretzellen gebildeten Fermentes können vorläufig keine einwandfreien Aussagen gemacht werden, denn es liegen bei *Limnesia koenikei* keine Beobachtungen vor,

die uns gestatten, eindeutige Folgerungen zu ziehen. Es kann zwar hier schon die Vermutung ausgesprochen werden, dass es sich um eine Protease handeln muss, die den schon aufbereiteten Nahrungsbrei weiter aufspaltet, so dass er von den Darmzellen aufgenommen werden kann. Dass es sich nur um eine Protease handeln kann, lässt sich durch die folgenden Überlegungen ableiten: Eine Karbohydrase kommt sicher nicht in Frage, denn die aufgenommenen Glykogenmengen sind äusserst gering, und die Fermentbildung ist in den Exkretzellen doch recht beträchtlich. Man kann sich darum nicht gut vorstellen, dass für die Aufspaltung der wenigen Glykogentröpfchen so viele Fermentkugeln gebildet werden müssen. An die Wirkung einer Lipase kann ebenfalls nicht gedacht werden, denn die Fettkugeln verhalten sich im Nahrungsbrei während der ganzen Zeit der Fermentwirkung immer gleich, und es sind keine Anzeichen vorhanden, dass das Fett durch die oben beschriebenen Fermentkugeln aufgespaltet wird. Es bleibt also nur noch die Annahme einer Protease übrig, deren Wirkungsweise aber vorläufig unbekannt bleiben muss.

Über den Bildungsort der Fermente kann ebenfalls nichts ausgesagt werden. Millot hat bei den Spinnen die Beobachtung gemacht, dass die Verdauungsfermente letzten Endes im Kern gewisser Mitteldarmzellen (Fermentzellen) entstehen. Es ist nach meiner Meinung nicht ausgeschlossen, dass bei den Wassermilben sich ähnliche Vorgänge abwickeln mögen, nur ist es leider bei diesen Versuchstieren nicht möglich, die Ansicht Millots auf ihre Richtigkeit hin zu prüfen, da die Kerne der Darmzellen recht klein sind und in den Exkretzellen (Fermentzellen) von den Abbauprodukten überdeckt werden.

Die Dauer der Fermentbildung hängt weitgehend von der Anwesenheit des Nahrungsbreis ab. In den ersten zwei Stunden nach Beginn des Saugaktes ist die Fermentbildung am stärksten, sie nimmt dann allmählich ab, um schliesslich nach 48 Stunden vollständig zu verschwinden.

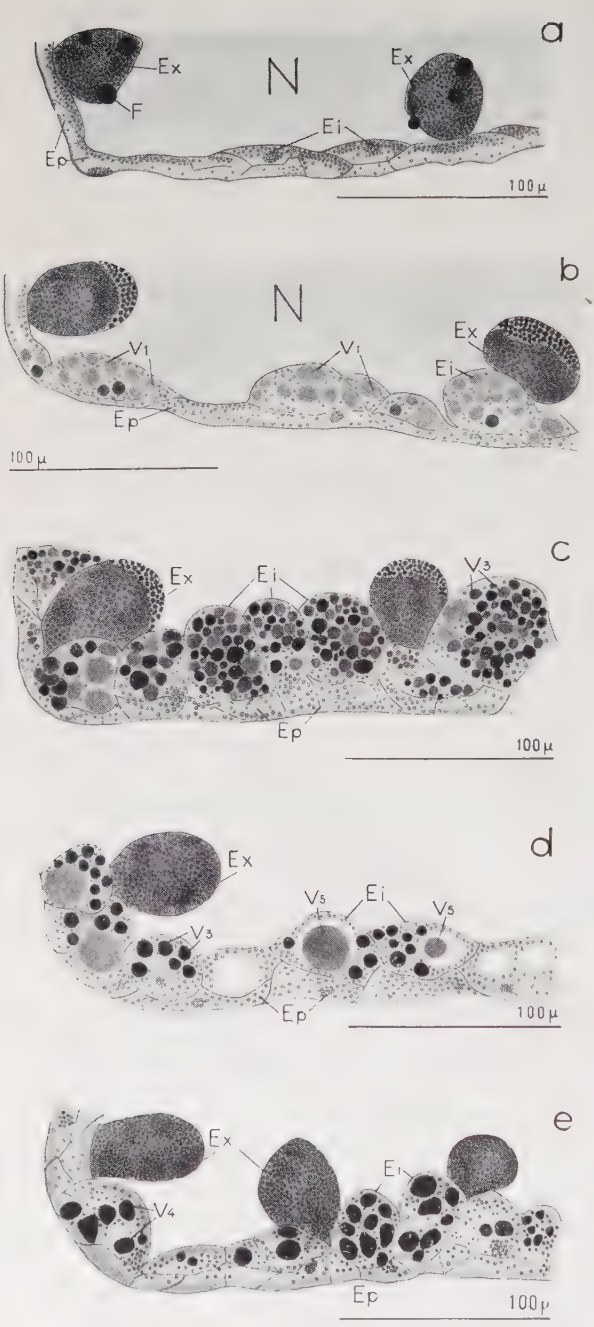
Die Fermentzellen der Wassermilben sind im Stande, während des ganzen Lebens die Fermente zu erzeugen, denn auch in alten Tieren (mit zahlreichen Exkretzellen) sind während der Verdauung in den meisten Exkretzellen immer einige Fermentkugeln zu entdecken. Diese Fermentzellen gehen also nach einer einmaligen Fermentbildung nicht zu Grunde. Einzig die ältesten Exkretzellen,

die am weitesten weg von der Basalmembran liegen, verlieren die Fähigkeit der Fermentbildung. Dagegen können sie immer noch den Nahrungsbrei aufnehmen und verdauen. In ganz alten Tieren, die kurz vor der Ablage der Geschlechtsprodukte stehen, geht dann auch die Fähigkeit der Nahrungsaufnahme verloren.

f) *Die Aufnahme des Nahrungsbreis durch die Eiweiss-Zellen.*

Während der Zeit der Nahrungsaufnahme, also während der ersten zwei Stunden nach Beginn des Saugaktes, können keine grossen Veränderungen im Zustand der Darmzellen beobachtet werden, nur in den Exkretzellen werden die Fermentkugeln gebildet (Abb. 6 *a*). Drei Stunden nach Beginn der Fütterung erscheinen in den Eiweisszellen kleinste Vakuolen, die sich als ausserordentlich kleine Tröpfchen im distalen Plasmabezirk der Eiweisszellen ansammeln und bald untereinander verschmelzen. Eine Stunde später liegen in den Zellen grosse, helle und darum wasserreiche Vakuolen von schwer färbbarem Inhalt (Abb. 6 *b*). Diese Vakuolen erreichen eine maximale Grösse von 20 μ im Durchmesser und färben sich nach der Millot-Färbung schwach rosa, sind also, wie auch der Nahrungsbrei, schwach basophil. Durch die Fixierungsflüssigkeit wird der Inhalt als körniger Niederschlag am Rande der Vakuolen fixiert. Die Zahl dieser grossen, hellen Kugeln nimmt in der Folgezeit immer mehr zu, so dass sich jede Eiweisszelle gegen das Darmlumen vorwölben muss. Schon sechs Stunden nach Beginn des Saugaktes haben sämtliche Eiweisszellen eine beträchtliche Menge des Nahrungsbreis aufgenommen und dehnen sich stark aus. Dadurch wird die Oberfläche der einzelnen Darmzellen stark vergrössert, und die Nahrungsaufnahme wird noch mehr gesteigert. Im gleichen Zeitpunkt erscheinen bei einzelnen Versuchstieren auch in einigen wenigen Epithelzellen die grossen, schwer färbbaren Vakuolen. Im allgemeinen kann aber doch gesagt werden, dass nur die Eiweisszellen den Nahrungsbrei in grösseren Mengen aufnehmen können, die Epithelzellen dagegen nur ausnahmsweise an der Aufnahme des Nahrungsbreis teilnehmen.

Von der sechsten Stunde nach Beginn des Saugaktes an scheinen in den Eiweisszellen bedeutende Umwandlungen vorsichzugehen. Zwischen den hellen Vakuolen entstehen einzelne kleinere Kugeln, die sich nach der Millot-Färbung intensiv rot färben (Säurefuchsin).



Diese Kugeln vermehren sich in den folgenden Stunden, und in der zehnten Stunde nach Beginn der Fütterung sind die meisten Eiweisszellen mit solchen 6-8 µ grossen Kugeln angefüllt (Abb. 6 *c*). Nur am distalen Zellsaum finden sich noch einige wenige der schwach färbbaren Vakuolen. Die dunkeln Kugeln liegen dagegen mehr zentral und basal. Da die letzteren bedeutend kleiner sind als die hellen Vakuolen, und ein allmählicher Übergang zwischen den beiden Arten von Vakuolen festgestellt werden kann, so darf wohl eine Kondensation der Eiweisstoffe innerhalb der Zelle angenommen werden.

Abb. 6.

Limnesia koenikei.

Darmausschnitte während der Verdauung. *a* = 1 Stunde, *b* = 6, *c* = 24, *d* = 30, *e* = 48 Stunden nach Beginn des Saugakts. N = Nahrungsbrei, V_1 = grosse, helle Vakuolen, V_3 = kleine, rote und gelbe Vakuolen, V_4 = grosse, gelbe Vakuolen, V_5 = fettbildende Vakuolen, F = Fermentvakuolen.

24 Stunden nach Beginn des Saugaktes ist der Nahrungsbrei im Lumen in den weitaus meisten Fällen verschwunden, d. h. er ist restlos von den Mitteldarmzellen aufgenommen worden. Die Eiweisszellen wölben sich nun stark ins Darmlumen vor und erreichen damit ihre maximale Ausdehnung. Die hellen Vakuolen sind jetzt nicht mehr zu finden. Die zahlreichen dunkelroten Eiweisskugeln färben sich noch intensiver, werden kleiner und verschmelzen untereinander zu etwas grösseren Kugeln. Diese scheinen eine weitere Umwandlung durchzumachen, denn sie verlieren ihre starke basophile Eigenschaft und nehmen nach der Millot-Färbung eine intensiv gelbe Farbe an (Methylgelb). Diese gelben Eiweisskugeln sind einem weiteren Kondensationsprozess unterworfen, denn 30-48 Stunden nach der Fütterung liegen zahlreiche gelbe Eiweisskugeln mit einem Durchmesser von 6-8 μ in den Eiweisszellen. Später verschmelzen diese Vakuolen weiter unter sich und verlieren meistens ihre kugelige Gestalt, indem sie durch gegenseitiges Aneinanderpressen eine mehr eckige Form annehmen (Abb. 6 *e*). Sie erleiden in den nächsten 2-3 Tagen keine weiteren Veränderungen mehr, d. h. sie sind jetzt in körpereigene Eiweisstoffe umgewandelt worden. Als solche werden sie in den Eiweisszellen aufgespeichert und müssen darum als eiweisshaltige Reservekugeln bezeichnet werden.

Am vierten Tage nach der Fütterung beginnt ein rascher Abbau der Reservekugeln, und schon nach 6-8 Tagen liegen im Darmepithel keine Eiweissreserven mehr.

Um die 30. Stunde macht sich noch eine weitere Erscheinung in den Eiweisszellen bemerkbar. Neben den zahlreichen gelben Eiweisskugeln mit einer durchschnittlichen Grösse von 6-8 μ finden sich bedeutend grössere Eiweisskugeln, die durch die Millot-Färbung grün oder gelbgrün gefärbt werden (Abb. 6 *d*). Diese meist ovalen Gebilde entstehen durch das Zusammenfliessen von mehreren kleinen Eiweisskugeln und erreichen eine maximale Grösse von 20 μ. Sie werden allmählich heller und nehmen schliesslich keine Farbe mehr an. Gleichzeitig werden sie auch kleiner und liegen dann deutlich in einer von Plasma umgebenen Vakuole. Da sich nun auch Vakuolen finden lassen, in denen keine Kugeln mehr liegen, so muss ein Prozess angenommen werden, der diese hellen Eiweisskugeln so verwandelt, dass sie sich nicht mehr färben lassen. In den Osmiumfixierungen ist in den gleichen Phasen der

Verdauung der Inhalt der grossen Vakuolen deutlich geschwärzt, und es finden sich alle Übergänge von nur leicht geschwärzten Vakuolen zu intensiv schwarzen Kugeln. Diese Beobachtung kann nur so gedeutet werden, dass das Eiweiss in Fett umgewandelt worden ist. Da der Fetthaushalt der Hydracarinen in einem besonderen Kapitel behandelt werden muss, so soll auf dieses wichtige Problem noch nicht eingegangen werden.

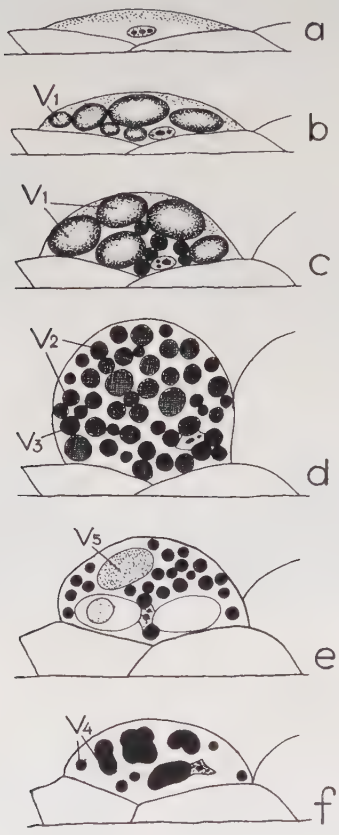


Abb. 7. — *Limnesia koenikei.*
Schema der intrazellulären Verdauungsvorgänge in einer Eiweisszelle. a = 3 Stunden, b = 4, c = 6, d = 24, e = 30, f = 48 Stunden nach Beginn des Saugakts. V_1 = grosse, helle Vakuolen, V_2 = kleine, rote Vakuolen, V_3 = kleine, gelbe Vakuolen, V_4 = grosse, gelbe Vakuolen, V_5 = fettbildende Vakuolen.

In Abbildung 7 ist der Verdauungsvorgang in einer Eiweisszelle schematisch dargestellt worden. In diesem Schema sind die zahlreichen Exkretkugeln nicht eingezeichnet worden, weil sie für die Darstellung der intrazellulären Verdauung nicht notwendig sind. Die Verdauung des eiweisshaltigen Nahrungsbreis verläuft demnach auf die folgende Art:

a) Drei Stunden nach Beginn der Fütterung erscheinen im distalen plasmatischen Zellsaum zahlreiche, überaus kleine Tröpfchen. Die Zellwandung der Mitteldarmzelle ist demnach nur für fein verteilte Mengen des Nahrungsbreis durchlässig.

b) Die kleinen Tröpfchen verschmelzen in den folgenden Stunden zu grossen, hellen, wasserreichen Vakuolen. Diese sind vor allem in der 6.-10. Stunde nach Beginn des Saugaktes sehr zahlreich und verhalten sich färberisch gleich wie die Nahrungsflüssigkeit im Darmlumen. Die frisch

aufgenommenen Nahrungströpfchen werden also in Vakuolen gesammelt.

c) Schon sechs Stunden nach Beginn der Fütterung verdichten sich einzelne helle, basal gelegene Vakuolen zu kleineren, aber intensiv rotgefärbten Eiweisskugeln. Der Inhalt der hellen Vakuolen ist also einem Kondensationsprozess unterworfen worden.

d) Nach der restlosen Aufnahme des Nahrungsbreis wölben sich die Eiweisszellen als kugelige Gebilde ins Darmlumen vor. Sie enthalten keine hellen Vakuolen mehr, sind dagegen mit zahlreichen roten Kugeln vollgepfropft. Die roten Kugeln verwandeln sich in gleich grosse oder etwas kleinere gelbe Kugeln.

e) Um die 30. Stunde verschmelzen einzelne der gelben Kugeln wieder zu grossen Vakuolen, die sich in ihrer Färbbarkeit jedoch anders verhalten: Sie verfärben sich vorerst grün, werden immer heller und nehmen schliesslich keine Farbe mehr an, so dass an ihrer Stelle grosse „leere" Vakuolen entstehen (siehe Fettverdauung !).

f) Von der 36. Stunde an finden keine wesentlichen Veränderungen mehr statt. Die kleinen, intensiv gelb gefärbten Eiweisskugeln verschmelzen untereinander und liegen als unregelmässige Gebilde in den Eiweisszellen. Diese Kugeln stellen das gespeicherte Eiweiss dar, das dann in der folgenden Hungerperiode abgebaut wird.

g) *Die Verdauungsvorgänge in den Exkretzellen.*

Es ist schon früher gezeigt worden, dass zwischen den Eiweisszellen und den Exkretzellen ein allmählicher Übergang besteht. So fällt es manchmal schwer, eine bestimmte Zelle zu dem einen oder anderen Typus zu zählen. Charakteristisch für die Exkretzellen ist die starke Speicherung der Endprodukte des intrazellulären Stoffwechsels und die Bildung der Fermente. Da aber die Exkretzelle nichts anderes ist als eine Spätphase der Eiweisszelle, so besitzt sie immer noch die Eigenschaft, den eiweisshaltigen Nahrungsbrei aufzunehmen und intrazellulär zu verarbeiten. Da sie mit den Exkretstoffen jedoch voll beladen ist, so erfolgt die Aufnahme der Nahrungsflüssigkeit auf eine etwas modifizierte Art: Am Rand jeder Exkretzelle liegt ein äusserst schmaler Plasma-

bezirk, und in diesem erscheinen von der dritten Stunde nach Beginn des Saugaktes an kleine, ca. 2-3 μ grosse Eiweisskugeln, die sich sofort intensiv rot färben. Es kommt also hier nicht zur Bildung der grossen, hellen Vakuolen. Die in der Zelle gelagerten Exkretstoffe üben nämlich einen zu starken Druck auf die Zellwandung aus, als dass am Rande genügend Platz vorhanden wäre, mehrere der grossen, hellen Eiweisskugeln zu bilden. Die Eiweissflüssigkeit kondensiert sich sofort nach dem Eintritt in die Zelle zu den kleinen Kugeln (Abb. 6 *b* und *c*). Anfänglich sind es nur

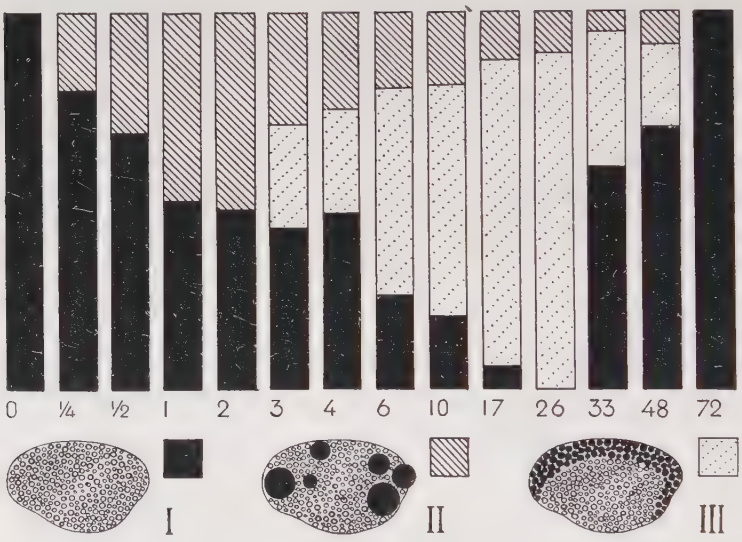


Abb. 8. — *Limnesia koenikei.*

Graphische Darstellung der Verdauungsvorgänge in den Exkretzellen. 0-72 Stunden nach Beginn des Saugaktes. I = Exkretzelle im Zustand des Hungers, II = Exkretzelle während der Fermentbildung, III = Exkretzelle während der intrazellulären Verdauung.

wenige Zellen, die mit diesen Eiweisskugeln beladen sind. Im Laufe der Verdauung nimmt ihre Zahl immer mehr zu, und zwischen der 20. und 30. Stunde nach Beginn der Fütterung sind beinahe alle Exkretzellen mit den kleinen Eiweisskugeln angefüllt. Diese liegen immer nur an der peripheren Wandung der Zelle. Wird daher eine kugelige Exkretzelle tangential angeschnitten, so scheint die ganze Zelle mit den zahlreichen Kugeln angefüllt zu sein, so dass ein neuer Zelltypus aufgestellt werden könnte. Wird die Zelle jedoch

auf den nächsten Schnitten weiter verfolgt, so stellt sich sofort heraus, dass es sich hier um eine normal arbeitende Exkretzelle handeln muss. Die zahlreichen kleinen Eiweisskugeln verschwinden sehr rasch, denn schon 60 Stunden nach Beginn des Saugaktes sind sie in keiner Zelle mehr nachzuweisen (siehe Fettverdauung !).

In Abbildung 8 ist das Verhalten der Exkretzellen während einer Verdauungsphase graphisch dargestellt worden. Die einzelnen Zahlenwerte sind dabei auf die folgende Art ermittelt worden: Von einer grösseren Stufenuntersuchung mit jüngeren Tieren wurden die wichtigsten Phasen der Verdauung herausgegriffen. Auf den Schnitten wurden je etwa 100 Exkretzellen auf ihr Verhalten hin untersucht und drei Kategorien unterschieden. Zur ersten Kategorie gehören die Exkretzellen ohne irgendwelche Einschlüsse (I), zur zweiten diejenigen mit Fermentkugeln (II) und zur dritten die mit den kleinen Eiweisskugeln (III). Diese Kategorien wurden ausgezählt, die Prozentsätze ausgerechnet und die Zahlenwerte in den Säulen abgetragen. Die einzelnen kleinen Unregelmässigkeiten, die das Bild etwas stören, könnten wahrscheinlich durch ein grösseres Zahlenmaterial ausgemerzt werden. Ich glaube aber, dass diese graphische Darstellung genügt, um die Vorgänge in den Exkretzellen zu veranschaulichen: In einem hungernden Tier enthalten die Exkretzellen neben der grünen Grundsubstanz und den zahlreichen Exkretkugeln keine weiteren Einschlüsse. Mit dem Eindringen des Nahrungsbreis beginnt sofort die Bildung der Fermentkugeln, die in der zweiten Stunde ihr Maximum erreicht. Sobald der Saugakt beendet ist, nimmt die Fermentbildung ab. Sie wird immer schwächer, und von der 60. Stunde nach Beginn des Saugaktes an erzeugen die Exkretzellen keine Fermentkugeln mehr. Nach 72 Stunden ist der Anfangszustand bei allen Tieren wieder erreicht.

Die Aufnahme des Nahrungsbreis durch die Exkretzellen beginnt in der dritten Stunde. Sie ist anfänglich noch schwach, wird aber immer stärker, so dass um die 26. Stunde beinahe alle Zellen mit Eiweisskugeln beladen sind. Diese werden rasch verarbeitet, und nach 72 Stunden sind auch diese Kugeln restlos verschwunden.

Nur in wenigen Fällen treten in einer Zelle neben den Fermentkugeln auch die Eiweisskugeln gemeinsam auf. Da dies aber vorläufig nur eine unbedeutende Übergangserscheinung ist, so ist sie in der graphischen Darstellung nicht berücksichtigt worden.

Eine weitere Tatsache muss ebenfalls noch erwähnt werden: Da die Zahl der Exkretzellen im Laufe des Lebens immer mehr zunimmt, so müsste diese Zunahme auch in den Säulen dargestellt werden, und zwar so, dass die Säule von 72 Stunden etwas höher sein müsste als die von 0 Stunden. Es gibt aber keine Möglichkeit, diese Zunahme während eines Verdauungsprozesses zu ermitteln, und so sind die Säulen alle als gleich hoch angenommen worden.

Aus dem Studium der Exkretzellen ist eine wichtige Schlussfolgerung zu ziehen: Es kann hier nämlich eindeutig gezeigt werden, dass ein und dieselbe Darmzelle nicht nur extrazellulär wirkende Fermente erzeugen kann (Drüsenzelle !), sondern gleichzeitig auch den Nahrungsbrei aufnimmt und intrazellulär verarbeitet. Bei *Limnesia koenikei* ist es der Typus der Exkretzelle, der diese Doppelfunktion ausübt. Aus Abbildung 8 ist zu ersehen, dass ein resp. zwei Stunden nach Beginn der Fütterung etwa die Hälfte aller Exkretzellen (genau: 50% resp. 52%) fermentbildend ist. 26 Stunden nach dem Saugakte sind nur noch 11% aller Zellen als Fermentzellen tätig, der Rest dagegen als verdauende Zellen. Aus diesem Zahlenmaterial lässt sich rechnerisch der Schluss ziehen, dass eine gewisse Anzahl von Zellen beide Funktionen besitzen muss, denn bei zwei Stunden sind 52% Drüsenzellen, bei 26 Stunden sind 90% verdauende Zellen. Wenn eine strenge Scheidung der beiden Zelltypen bestehen würde, so müsste ihre Addition ungefähr 100% ausmachen. Die Addition der beiden Prozentsätze ergibt aber 140%, eine Zahl, die nicht innerhalb der möglichen Fehlergrenze liegt. Aus dieser Berechnung ist daher zu ersehen, dass mindestens eine Teil (wenn nicht gar alle) der Exkretzellen beide Funktionen ausüben muss. Auch das histologische Bild bestätigt diese Behauptung, denn es gibt, wie schon erwähnt, auch Fälle, wo eine Exkretzelle peripher mit den kleinen Eiweisskugeln beladen ist, im Innern dagegen zwischen den Exkretstoffen eine deutliche, spezifisch gefärbte Fermentkugel einschliesst.

Die Tatsache, dass ein und dieselbe Darmzelle eine Doppelfunktion besitzt, ist nicht neu, denn schon Krijgsmann (1929) hat bei *Helix pomatia* auf die gleiche rechnerische Art diese Behauptung bewiesen.

h) *Phagocytose.*

In der Acarinen-Literatur ist bis jetzt nur zweimal auf einen phagocytären Verdauungsprozess hingewiesen worden. A. Berlese (1897) hat in seiner Arbeit „La Digestione negli Acari" zum ersten Mal die Verdauung bei Milben näher behandelt. So beschreibt er bei *Trombidium fuliginosum* die gleichen kugeligen Exkretzellen, wie sie auch in *Limnesia koenikei* zu finden sind. Die obige Landmilbe ernährt sich von Pflanzenabfällen, und es soll häufig vorkommen, dass im Darmlumen Pilzsporen und Teile von Hyphen entdeckt werden können. Durch ein genaues histologisches Studium lassen sich nun diese Fremdkörper sowohl im Darmlumen als auch in den runden Darmzellen nachweisen. So sind in den Darmzellen häufig grosse Massen von kleinen, ovalen, ca. 4 μ grossen „Sporen" zu finden. Berlese lässt zwar in diesem Falle die Möglichkeit offen, dass es sich ebenso gut um Darmgregarinen oder andere Sporozoen handeln könne. Ich möchte diese Ansicht schon eher als wahrscheinlich betrachten, denn es ist mir gelungen, in den Darmzellen von *Diplodontus despiciens* eine Gregarine zu entdecken, deren Sporozoite auf die gleiche Art wie bei *Trombidium* die Darmzelle ausfüllen. Dabei entspricht die Gestalt dieser Sporozoite genau den von Berlse als Pilzsporen bezeichneten Einschlüssen. Eine weitere Beobachtung desselben Autors spricht dagegen klar zu Gunsten der Theorie, dass bei den Acarinen die Phagocytose vorkommt. Berlese hat nämlich in den kugeligen Exkretzellen auch Teile von Pilzhyphen mit Sporen entdeckt und gibt in der oben zitierten Arbeit eine Abbildung, deren Beweiskraft nicht angezweifelt werden kann.

Berlese hat nun weiter vermutet, dass bei räuberischen und parasitischen Milben, die nur von Säften leben, eine Phagocytose nicht zu erwarten sei. Dass diese Ansicht nicht stimmt, hat Reichenow (1922) in seiner Arbeit über die intrazelluläre Verdauung bei *Liponissus saurarum* gezeigt. Diese parasitische Milbe ernährt sich vom Blute der Eidechse. „Wenn sich der Mitteldarm mit Blut gefüllt hat, bilden die kolbenförmigen Zellen (unseren Exkretzellen entsprechend) Pseudopodien aus, mit deren Hilfe sie sich die Blutkörperchen einverleiben. Haben sie sich mit diesen angefüllt, so verschwinden die Pseudopodien, und die Blutkörperchen werden intrazellulär verdaut. Nach beendeter Verdauung

setzt die Phagocytose von neuem ein und wiederholt sich so oft, bis die Zelle mit Exkretstoffen vollgepfropft ist und damit zu weiterer Tätigkeit unfähig ist. Sie löst sich vom Zellverband und wird durch das Rectum ins Freie ausgestossen."

Nun ist es mir gelungen, auch bei *Limnesia koenikei* die Phagocytose einwandfrei nachzuweisen. Wird der Nahrungsbrei bei diesem Versuchstier genau untersucht, so finden sich in zahlreichen Fällen grössere, langgestreckte Gewebereste, über deren Bau keine genauen Angaben gemacht werden können. Es mag sich dabei wohl um Muskeltrümmer des Beutetieres handeln, die typische Querstreifung fehlt jedoch. Diese Gewebereste sind ausnahmslos von länglicher Gestalt mit einer maximalen Breite von 8 μ und einer maximalen Länge von ca. 50 μ. Im Lumen hungernder Tiere sind diese Fremdkörper nicht zu entdecken, und so muss eben angenommen werden, dass sie mit dem Nahrungsbrei in das Darmlumen gelangt sind. Der Oesophag misst im Ruhezustand etwa 20 μ im Durchmesser, und so ist es leicht möglich, dass die Gewebereste der Länge nach durch ihn in das Lumen des Mitteldarms gepumpt werden. Schmidt (1936) beschreibt an der Mundöffnung von *Diplodontus despiciens* einen Reusenapparat, durch den grössere Gewebestücke zurückgehalten werden. Bei *Limnesia koenikei* fehlt eine solche Vorrichtung, und darum können die länglichen, nicht allzu grossen Fremdkörper den Vorderdarm ohne weiteres passieren. Schon nach der ersten halben Stunde nach Beginn des Saugaktes lassen sich diese Gewebestücke im Nahrungsbrei verfolgen. Sie liegen in den meisten Fällen noch bis zu 26 Stunden im Nahrungsbrei, ohne dass sie eine Umwandlung erfahren hätten. Sie werden als Ganzes von den kugeligen Exkretzellen aufgenommen, d. h. sie werden von ihnen phagocytiert (Abb. 9). Eine Ausbildung von Pseudopodien wie bei *Liponissus saurarum* scheint hier nicht vorzuliegen, denn diese Gebilde sind

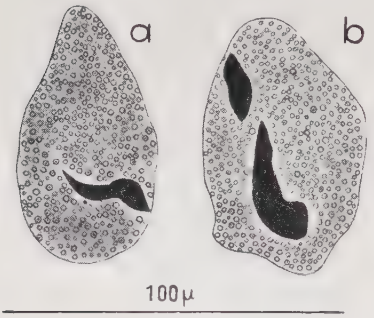


Abb. 9. — *Limnesia koenikei.* Zwei Exkretzellen mit phagocytierten Geweberesten. *a* — 4 Stunden, *b* = 24 Stunden nach Beginn des Saugaktes.

in keinem Falle nachgewiesen worden. Schon zwei Stunden nach Beginn des Saugaktes liegen die ersten Gewebereste in den kugeligen Exkretzellen, doch scheint die Phagocytose im allgemeinen erst gegen den Schluss der Eiweissverdauung vorsichzugehen, denn die meisten Beispiele dieses eigenartigen Verdauungsprozesses sind zwischen 18 und 26 Stunden beobachtet worden. Die phagocytierten Gewebereste werden intrazellulär verdaut, und von der 30. Stunde an sind in den Exkretzellen keine Fremdkörper mehr zu entdecken.

Der Phagocytose-Prozess im Mitteldarm von *Limnesia koenikei* kann nicht bezweifelt werden, denn er ist in so zahlreichen Fällen beobachtet worden, dass man nicht mit einer Ausnahmeerscheinung rechnen kann. Über die theoretische Bedeutung dieser Tatsache wird in einem besonderen Kapitel noch diskutiert werden. Es kann jedoch schon hier erwähnt werden, dass bei den beiden anderen Versuchstieren *Hygrobates longipalpis* und *Teutonia cometes* keine Phagocytose gefunden worden ist.

i) *Die Bildung der Exkretstoffe.*

Die Aufnahme der flüssigen Eiweisstoffe in die Darmzellen ist schon beschrieben worden, und es handelt sich nur noch darum, den intrazellulären Abbau der Eiweisskugeln zu den Exkretstoffen zu verfolgen. Nun fällt es aber sehr schwer, die Bildung der Abbauprodukte genau zu erkennen, denn in allen Darmzellen liegen schon die zahlreichen gleichgebauten Exkretkugeln, so dass nach einer Verdauungsphase nie gesagt werden kann, welche von den Exkretkugeln zuletzt gebildet worden sind. Ausnahmsweise kann indessen der Prozess der Exkretbildung manchmal erkannt werden. In einigen wenigen Schnittpräparaten zeigen die kleinen, ca. 2-3 μ grossen, roten Eiweisskugeln der Exkretzellen auffallende Veränderungen: Auf und dicht neben ihnen erscheinen ausserordentlich kleine, schwarze Tröpfchen, die so zahlreich sind, dass sie die ersteren beinahe vollständig überdecken. Wie schon erwähnt bilden die kleinen Eiweisskugeln in den Exkretzellen eine periphere Randzone, und nur in dieser liegen die zahlreichen schwarzen Punkte. Da die Eiweisskügelchen ihre starke Färbbarkeit in dem Grade verlieren, als die schwarzen Tröpfchen an Zahl zunehmen, und da die letzteren immer nur in der peripheren Randzone in

grossen Massen gelagert sind, so ist der Schluss erlaubt, dass es sich bei diesen schwarzen Tröpfchen um die Endprodukte des Eiweiss-Stoffwechsels handeln muss, insbesondere da auch noch gezeigt werden kann, dass diese Exkrettröpfchen untereinander verschmelzen, an Grösse zunehmen, bis sie schliesslich maximal 2,5 μ im Durchmesser erreicht haben. Die Bildung der Exkretkörner erfolgt nicht nur ausschliesslich in den Exkretzellen, denn auch in den Eiweisszellen (seltener in den Epithelzellen) wird der Nahrungsbrei intrazellulär verarbeitet, und darum kann die Bildung der Exkrete in allen Zelltypen beobachtet werden.

k) *Die Epithelzellen.*

Bis jetzt sind die Epithelzellen absichtlich nicht behandelt worden, denn sie haben am Verdauungsprozess nur einen geringen Anteil. In gut ernährten Tieren, und diese machen die Grosszahl aller untersuchten Wassermilben aus, sind diese Zellen mit grossen, unregelmässig geformten Fettmassen vollgepfropft und haben darum für die Aufnahme von Eiweisskugeln gar keinen Platz. In Tieren, die längere Zeit gehungert haben, und deren Fettreserven zum Teil oder schon ganz aufgebraucht worden sind, besitzen auch die Epithelzellen die Fähigkeit, die eiweisshaltige Nahrung aufzunehmen und weiter zu verarbeiten, so dass letzten Endes kein prinzipieller Unterschied die drei Zelltypen voneinander scheidet. Da die Epithelzellen an der Verdauung nur selten teilzunehmen scheinen, so ist es auch durchaus erklärlich, warum in diesen Zellen nur wenige Exkretkugeln liegen.

l) *Die Verdauungsvorgänge bei Hygrobates longipalpis und Teutonia cometes.*

Die intrazelluläre Verdauung der Nahrungsflüssigkeit erfolgt bei diesen zwei Versuchstieren grundsätzlich auf die gleiche Art wie bei *Limnesia koenikei*, und so sollen, um nicht alles zu wiederholen, nur die abweichenden Beobachtungen aufgezählt werden.

Die Epithelzellen bilden bei beiden Versuchstieren ein typisches, einzelliges Darmepithel. Die meist rechteckigen Zellen enthalten im Hungerzustand ein wabenartig angeordnetes Plasma. Der ovale Kern (ca. 12 μ gross) liegt in der Regel basal, höchstens zentral und enthält in seinem Innern immer mehrere Nucleoli. In nach Zenker

fixierten Schnittpräparaten kann er nur schwer gefunden werden, denn er wird immer von den zahlreichen, stark lichtbrechenden Exkretkörnchen überdeckt. Die Epithelhöhe beträgt im hungernden Tier durchschnittlich 20-30 μ. Im Gebiet des hochschichtigen Epithels erreicht sie bis zu 80 μ Höhe. Nach dem Eindringen des Nahrungsbreis dehnt sich der Darm ebenfalls stark aus, und das Epithel wird zu einem schmalen, ca. 4-8 μ hohen Band abgeflacht. Erst wenn der Nahrungsbrei von den Darmzellen aufgenommen worden ist, nimmt der epitheliale Zellsaum seine normale Höhe wieder an.

Die Eiweisszellen sitzen wie bei *Limnesia koenikei* als schwach ins Darmlumen vorgewölbte Zellen auf dem eigentlichen Darmepithel. Nach dem Eindringen der Nahrungsflüssigkeit beginnen sie schon eine Stunde nach Beginn des Saugaktes mit der Aufnahme der eiweisshaltigen Nährstoffe. Die äusserst feinen Tröpfchen, die bei *Limnesia* in den ersten drei Stunden im distalen Plasmabezirk erscheinen, sind nicht klar zu erkennen, und so zeigen sich hier als erste auffällige Gebilde die grossen, hellen Vakuolen, deren Inhalt als feingekörnelte Masse fixiert wird. Während es in einer Eiweisszelle von *Limnesia koenikei* zur Bildung zahlreicher heller Vakuolen kommt, entstehen in den entsprechenden Zellen der beiden anderen Versuchstiere meistens nur eine, höchstens zwei oder drei. Da diese hellen Vakuolen den ganzen Zellraum ausfüllen, so sind sie bedeutend grösser als bei *Limnesia*. Sie erreichen einen maximalen Durchmesser von 40 μ.

Der Inhalt der grossen, hellen Vakuolen wird ebenfalls einem Kondensations-Prozess unterworfen, denn die Vakuolen werden in der Folgezeit immer dunkler und homogener. Auch hier macht sich nach der Millot-Färbung ein Farbenumschlag bemerkbar. Die grossen, hellen Vakuolen färben sich zuerst grün, also gleich wie der Nahrungsbrei. Diese Farbe geht im Laufe der intrazellulären Verdauung zu einer intensiv gelben Farbe über, sodass am Schluss gleich wie bei *Limnesia* nur noch gelbe Kugeln von verschiedener Grösse in den Eiweisszellen liegen.

Die Exkretzellen wölben sich als 40 μ grosse, kolbenförmige Gebilde ins Darmlumen vor. Sie enthalten neben den zahlreichen Exkretkugeln wiederum eine Masse, die sich nach der Millot-Färbung grün färbt. Während diese „grüne Grundsubstanz" bei *Limnesia koenikei* beinahe gleichmässig die ganze Zelle ausfüllt,

ballt sie sich in den Exkretzellen von *Hygrobates* und *Teutonia* deutlich zu einem mehr oder weniger grossen, dunkeln Klumpen zusammen (Abb. 10).

Nach dem Eindringen des Nahrungsbreis entstehen in den Exkretzellen rote Vakuolen, die an Grösse zunehmen, peripher verlagert werden und schliesslich als 20 μ grosse Kugeln deutlich in die Nahrungsflüssigkeit ausgestossen werden. Es handelt sich demnach auch hier um die Bildung von Fermentkugeln. Diese zerfallen, sobald sie die Zellen verlassen haben, in zahlreiche kleine, rote Tröpfchen, die sich nun dort ansammeln, wo die Nahrungsflüssigkeit ein auffälliges Aussehen hat. Im allgemeinen ist der Nahrungsbrei ein homogenes, gleichmässig gefärbtes Ger-

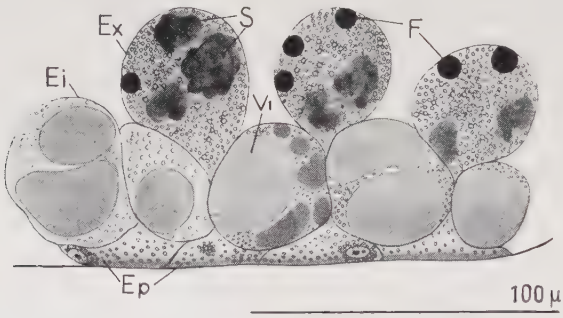


Abb. 10. — *Hygrobates longipalpis.*
Darmausschnitt eines Tieres, 6 Stunden nach Beginn des Saugakts. Ep = Epithelzelle, Ei = Eiweisszelle, Ex = Exkretzelle, S = grüne Grundsubstanz in grösseren Klumpen zusammengeballt, V^r = grosse, helle Vakuolen.

rinnsel. Bei *Hygrobates longipalpis* enthält er aber an gewissen Stellen bis zu 120 μ grosse Einschlüsse, die sich meist dunkel färben und eine zähe, unregelmässig geformte Masse darstellen (Abb. 11). Es handelt sich hier ohne Zweifel um einen Bestandteil der Nahrungsflüssigkeit, der durch die Fermente der Speicheldrüsen noch nicht vollständig verflüssigt worden ist. Da im Lumen hungernder Tiere diese Einschlüsse immer fehlen, so muss der Organismus eben die Fähigkeit besitzen, solche Gebilde zum Verschwinden zu bringen. Dies erfolgt mit Hilfe der Verdauungsfermente, denn die kleinen, freien Fermentkugeln sammeln sich immer am Rande dieser zähflüssigen Einschlüsse an und dringen in sie hinein.

Es darf als sicher angenommen werden, dass diese freien Darmfermente die Aufgabe haben, die noch nicht vollständig aufgelösten Bestandteile des Nahrungsbreis weiter aufzuschliessen. Schon früher ist die Vermutung ausgesprochen worden, dass die von den Exkretzellen gebildeten Fermente irgendwelche Proteasen sein müssten, und gerade die bei *Hygrobates longipalpis* gemachten Beobachtungen sprechen zu Gunsten dieser Hypothese, denn es kann sich bei den oben beschriebenen Einschlüssen nur um eiweisshaltige Stoffe handeln. Diese werden also ganz verflüssigt, so dass

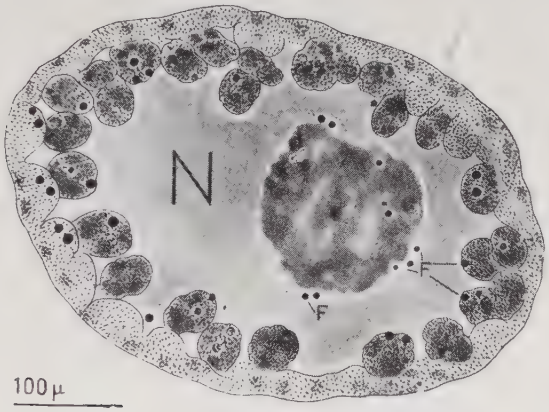


Abb. 11. — *Hygrobates longipalpis.*
Querschnitt durch eine Darmaussackung. Im Nahrungsbrei (N) ein zähflüssiger Bestandteil der Nahrung. F = Fermentkugeln.

die Aufnahme der Nahrungsflüssigkeit in Form von fein verteilten Tröpfchen vorsichgehen kann.

Hygrobates longipalpis ist nun eine Wassermilbe, die den im Darmlumen liegenden Nahrungsbrei bedeutend schneller in die Darmzellen aufnimmt als *Limnesia koenikei.* So kann das Lumen schon acht Stunden nach Beginn des Saugaktes wieder leer sein. Auf jeden Fall ist die eiweisshaltige Nahrung nach mindestens 24 Stunden von den Darmzellen aufgenommen und intrazellulär verdaut. Von diesem Zeitpunkt an liegen in den Eiweisszellen die zahlreichen gelben, verschieden grossen Eiweisskugeln, die ebenfalls als Reservestoffe angesehen werden müssen.

Die klaren histologischen Schnittpräparate, wie sie vom Mitteldarm von *Linnesia koenikei* hergestellt werden können, sind bei *Hygrobates longipalpis* und *Teutonia cometes* nur schwer zu erhalten, und darum sind mit diesen beiden Versuchstieren keine ausführlichen Untersuchungen über die Verdauung durchgeführt worden. Für das Studium der Speicheldrüse hat sich dagegen *Hygrobates* als sehr vorteilhaft erwiesen.

m) *Die Frage der Zellkonstanz.*

Nach den Untersuchungen Reichenows (1922) an *Liponissus saurarum* soll eine Zellvermehrung im Darmepithel dieser Milbe nicht stattfinden. Die kolbenförmigen Exkretzellen des Mitteldarms werden hier abgeschnürt, fallen ins Darmlumen und werden durch das Rectum entleert. Die kleinen Epithelzellen treten in die entstandenen Lücken und wachsen ihrerseits zu kolbenförmigen Zellen heran, so dass schliesslich keine typischen Epithelzellen mehr zu finden sind. Die Darmzellen werden demnach allmählich verbraucht, und ihre Zahl reicht nach Reichenow gerade aus, den Körper so lange mit Nahrung zu versorgen, bis alle Eier abgelegt sind. Dann ist der Darm senil, und die Milbe muss zu Grunde gehen. Bei den Wassermilben könnte man entsprechende Verhältnisse ebenfalls erwarten, denn auch hier werden im Laufe des Lebens immer mehr Exkretzellen aus den Epithelzellen gebildet. Nun ist es mir aber gelungen, im Darmepithel eines älteren Exemplars von *Hygrobates longipalpis* einwandfreie Mitosen in den Epithelzellen festzustellen. Die Kernspindeln liegen parallel zur Basalmembran, so dass die Zellen senkrecht zur Basis geteilt werden. Der Nachweis an Mitosen ist mir zwar nur an zwei Beispielen gelungen (Duboscq-Material, daher sichtbare Kerne), aber ich glaube doch, dass auf Grund dieser Beobachtung die Theorie Reichenows wenigstens für diese Wassermilbe nicht stimmen kann.

In Thors Arbeit (1903) findet sich ferner die Angabe, dass im Darmepithel von *Erythraeus regalis* die Kerne sich vielleicht auf die direkte Art zu teilen vermögen. In *Diplodontus despiciens* täuschen zahlreiche Schnittpräparate einen solchen Vorgang vor. Da meine Beobachtungen jedoch nicht einwandfrei sind, möchte ich mich auf das Problem der direkten Kernteilung nicht einlassen.

B. *Die Fettverdauung.*

a) *Einleitende Bemerkungen.*

Für den histologischen Nachweis von Fett sind hier zwei Methoden verwendet worden: 1. die Fixierung der Versuchstiere mit Osmium-Gemischen und 2. die Fixierung mit Formol, Herstellung von Gefrierschnitten, Färbung mit Sudan III oder Nilblausulfat. Da die zweite Methode bei den zum Teil chitinösen Wassermilben keine guten Schnittpräparate ergibt, so wurde sie nur für Vergleichszwecke verwendet. Von den Osmiumfixierungen erwies sich diejenige nach Flemming am vorteilhaftesten, weil durch sie klare histologische Schnittbilder erhalten werden können. Der bei anderen Tiergruppen oft erwähnte Nachteil, dass das durch die Osmiumsäure (OsO_4) fixierte Fett in Xylol oder Toluol aufgelöst wird, zeigt sich bei den Wassermilben nicht, und so braucht es für die Herstellung der Schnittpräparate keine besonderen Methoden. Die nach Flemming fixierten Schnitte können ebenfalls nach Millot gefärbt werden; am geeignetsten hat sich jedoch die Färbung mit Safranin herausgestellt.

Werden die Osmiumpräparate nur bei schwacher Vergrösserung untersucht, so können die Exkretkügelchen leicht als fetthaltig betrachtet werden, denn diese sonst stark lichtbrechenden Körner sind in tiefer Einstellung von einem deutlichen, schwarzen Ring umgeben. Da sich die Exkretkugeln jedoch bei den Eiweissfixierungen (z. B. nach einer Zenker-Fixierung) genau gleich verhalten, so kann es sich hier unmöglich um Fette handeln. Auch die kleinsten Exkretkörner, deren Entstehung schon beschrieben worden ist (siehe Seite 757) sind nach allen Fixierungsmethoden immer schwarz. Sie können darum bei einer oberflächlichen Prüfung leicht als Fettröpfchen angesehen werden.

b) *Vorkommen des Fettes im Organismus.*

Das Fett kann im günstigsten Falle an drei Orten nachgewiesen werden. In einem gut ernährten Tier findet es sich immer in den drei Zelltypen des Mitteldarms. In den Exkretzellen ist es nur selten vertreten, da die Exkrete sonst schon die ganze Zelle aus-

füllen. In den Eiweisszellen liegen einige wenige Fettkugeln zwischen den Eiweisskugeln. Dagegen zeichnen sich die Exkretzellen dadurch aus, dass in ihnen das Fett in grossen Mengen als Reservestoff aufgespeichert wird. Ferner können in der Hypodermis von *Hygrobates longipalpis* kleine Fettkugeln beobachtet werden; bei *Limnesia koenikei* fehlen diese. Schliesslich finden sich zwischen den Dotterplättchen der reifen Eier zahlreiche kleine Fettkugeln.

Bei *Limnesia koenikei* wird das Fett in den Eiweiss- und Exkretzellen immer in Form von Kugeln aufgespeichert. Diese können eine maximale Grösse von 15 μ im Durchmesser erreichen. In den Epithelzellen liegen immer zahlreiche, nach Osmium-Fixierungen schwarz gefärbte Einschlüsse von unregelmässiger Gestalt, die das eigentliche Reservefett darstellen. Es füllt die meist rechteckigen Zellen vollständig aus, und so nimmt die geschwärzte Fettmasse eine mehr oder weniger rechteckige Form an. Die einzelnen Epithelzellen sind bei einem gut ernährten Tier immer mit Fett vollgepfropft, und so kann die Epithelhöhe maximal bis zu 50 μ ausgedehnt werden (im Bereich des hochschichtigen Epithels noch höher).

c) *Der Fettabbau bei langandauerndem Hungern.*

Es ist schon früher erwähnt worden, dass zuerst das Eiweiss als Reservestoff vom Organismus abgebaut wird. Dieser Abbau erfolgt so, dass in sämtlichen Eiweisszellen die Eiweisskugeln gleichzeitig kleiner werden und nach 6-8 Tagen verschwunden sind. Es wird dabei keine bestimmte Zone im Mitteldarm bevorzugt, alle Zellen verlieren ungefähr zur gleichen Zeit ihre eiweisshaltigen Reservestoffe. Ganz anders werden dagegen die fetthaltigen Speicherprodukte abgebaut. Wird z. B. ein Exemplar von *Limnesia koenikei*, das etwa 18 Tage lang gehungert hat, auf seine Fettreserven hin untersucht, so kann in einem Querschnitt folgendes beobachtet werden: Am Mitteldarm der Versuchstiere lassen sich zwei Zonen unterscheiden, die, was wenigstens das Fett anbetrifft, deutlich voneinander unterschieden werden müssen. In einem mehr oder weniger grossen dorsalen Gebiet der Wassermilbe findet sich auch nicht eine Spur von fetthaltigen Stoffen. In der entsprechenden ventralen Zone enthalten sämtliche Epithelzellen das aufge-

speicherte Fett. Die beiden Zonen lassen sich durch eine fast scharf begrenzte Linie voneinander trennen. Auf Sagittalschnitten lässt sich ebenfalls eine solche horizontale Trennungslinie ziehen. Auf genau durchgeführten Frontalschnitten gibt es eine gewisse Anzahl von dorsal gelegenen Schnitten, auf denen die Darmzellen kein Fett enthalten. Im übrigen Teil der Schnitte (also die vom ventralen Gebiet der Milbe) sind sämtliche Zellen mit Reservefett vollgepfropft. Von den Epithelzellen des Mitteldarms werden also beim Hungern diejenigen Zellen zuerst fettfrei, die im Tier dem

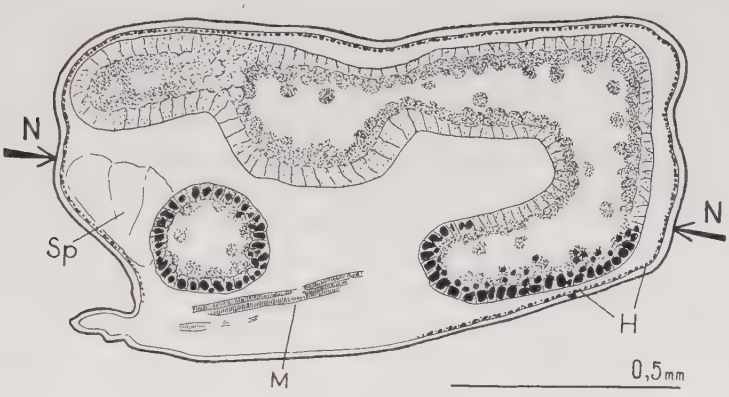


Abb. 12. — *Hygrobates longipalpis.*
Sagittalschnitt durch ein 14 Tage lang hungerndes Tier. Flemming-Fixierung. Das in den Darmzellen liegende Fett ist geschwärzt. Sp = Speicheldrüsen, M = Beinmuskulatur, H = Hypodermis, N = Niveaufläche der Fettreserven.

Rücken am nächsten liegen. Der weitere Abbau des Reservefetts erfolgt dann so, dass das Niveau des Fettes durch eine horizontale Trennungsebene gebildet wird, die bei andauerndem Hungern nach unten sinkt. Da die beiden ventralen Darmausbuchtungen, die bekanntlich bei *Limnesia koenikei* vom Darmring nach vorn entlassen werden, in der Wassermilbe am tiefsten liegen (Abb. 1 *a*), so sind die Epithelzellen dieser Blindsäcke am längsten mit Fett beladen. Bei *Hygrobates longipalpis* lässt sich dieser auffallende Prozess der Mobilisierung der Fettreserven ebenfalls verfolgen (Abb. 12), nur mit dem Unterschied, dass die in der Hypodermis gelagerten Fettkugeln keinem Auflösungsprozess unterworfen sind.

Die Auflösung des Fettes geht auf eine besondere Art vor sich. Während die Eiweisskugeln durch Kondensation immer kleiner werden und schliesslich verschwinden, so nehmen die einzelnen Fettklumpen in der Übergangszone die schwarze Farbe nicht mehr so intensiv an und werden heller, bis sie nicht mehr nachgewiesen werden können. Sie behalten jedoch während dieses Umwandlungsprozesses ihre ursprüngliche Grösse bei, d. h. sie werden als Ganzes durch intrazelluläre Fermente aufgelöst. Diese Umwandlung dauert je nach dem Ernährungszustande des Tieres verschieden lang. Der Darm kann bei gewissen Tieren schon nach 10 Tagen fettfrei sein, bei anderen dagegen erst nach 30 Tagen.

d) *Das Fett im Nahrungsbrei und seine Verdauung.*

Die Nahrungsflüssigkeit besteht zum grössten Teil aus eiweisshaltigen Stoffen, das Fett ist darin je nach der Beute in verschieden grossen Mengen enthalten. Trotzdem für die vorliegenden Untersuchungen nur die Ephemeriden-Larve *Cloëon dipterum* als Beutetier verwendet worden ist, sind doch grössere Abweichungen vom durchschnittlichen Fettgehalt beobachtet worden. Diese Unregelmässigkeiten lassen sich auf die Tatsache zurückführen, dass jeweilen verschieden alte Ephemeriden-Larven verfüttert worden sind. Die jüngeren Larven enthalten noch wenig Fett, die älteren dagegen sehr viel. Es ist darum immer darauf geachtet worden, den Wassermilben einer Stufenuntersuchung ungefähr gleich grosse *Cloëon*-Larven als Futtertiere zu geben. Dabei hat sich herausgestellt, dass *Limnesia koenikei* gerne die jüngeren Tiere anfällt, *Hygrobates longipalpis* eher die älteren. Die histologische Untersuchung hat dementsprechend bei *Limnesia* einen relativ fettarmen, bei *Hygrobates* einen fettreichen Nahrungsbrei ergeben.

In den Ephemeriden-Larven findet sich das Fett im Epithel des Mitteldarms und im eigentlichen Fettkörper. Durch die Fermentwirkung des Speicheldrüsensekrets werden die Gewebe aufgelöst und die Nahrungsflüssigkeit in das Darmlumen der Wassermilbe gepumpt. Es ist dabei noch nicht abgeklärt, ob das Fett zum Teil durch Lipasen aufgelöst wird, oder ob es nur in kleinen Tröpfchen mitgerissen wird, ohne einer Fermentwirkung unterworfen zu sein. Es genügt vorläufig die Tatsache, dass im frisch aufgenommenen Nahrungsbrei mehr oder weniger zahlreiche, kleine Fett-

tröpfchen entdeckt werden können. Diese liegen vorerst ohne eine bestimmte Anordnung im Darmlumen. Nachdem die eiweisshaltige Nahrungsflüssigkeit von den Darmzellen aufgenommen worden ist, sammeln sich die Fermentkügelchen an einigen Stellen in der Darmhöhle an und verschmelzen zu grösseren Kugeln. Um das weitere Schicksal dieser Fettkugeln eindeutig zu erkennen, sind in einer Stufenuntersuchung nur solche Tiere verwendet worden, deren Darmepithel nach längerem Hungern keine Fettreserven mehr enthalten haben. Es wird darum nach einer Osmium-Fixierung nur das Fett des Nahrungsbreis geschwärzt. In den ersten zwei Tagen nach der Fütterung liegen die grossen Fettklumpen im Darmlumen, ohne dass eine Veränderung vor sich zu gehen scheint. Von der 48. Stunde an können nun in den Exkretzellen ebenfalls grosse, geschwärzte Kugeln entdeckt werden, und da die Zahl der im Darmlumen liegenden Fettklumpen in dem Grade abnimmt als die Exkretzellen immer mehr mit Fettkugeln beladen sind, so muss eben angenommen werden, dass die Exkretzellen das Fett der Nahrungsflüssigkeit aufnehmen können. Diese Aufnahme erfolgt durch einen phagocytären Prozess, denn die Fettkugeln werden im Darmlumen nicht aufgelöst, sondern werden als Ganzes von den Exkretzellen aufgenommen. Es finden sich daher in den Exkretzellen Fettkugeln, die die gleiche Grösse haben wie diejenigen, die noch im Darmlumen liegen. Da schon früher gezeigt worden ist, dass die Exkretzellen auch Gewebereste zu phagocytieren vermögen, so kann die Phagocytose der fetthaltigen Stoffe nicht als eine Ausnahmeerscheinung bewertet werden.

Die Aufnahme der Fettkugeln geht sehr langsam vor sich, denn fünf Tage nach der Fütterung können im Darmlumen von *Limnesia koenikei* immer noch einzelne Fettklumpen verfolgt werden. Bei *Hygrobates longipalpis* wird das Fett ebenfalls nur langsam phagocytiert, und da in diesem Versuchstier der Nahrungsbrei bedeutend fetthaltiger ist (siehe oben), und ein Tag nach der Fütterung schon wieder eine neue Beute angefallen wird, so kann das Darmlumen manchmal so mit Nahrungsfett vollgepfropft sein, dass die Aufnahme neuer Nahrungsflüssigkeit verunmöglicht wird. Es scheint auch, als ob das Fett bei alten Tieren bedeutend langsamer phagocytiert wird, denn bei Weibchen, die mit Eiern prall gefüllt sind, liegen die Fettkugeln bedeutend länger im Darmlumen als bei jüngeren Tieren.

Das von den Exkretzellen phagocytierte Fett bleibt nicht lange in den Zellen liegen. Es erfährt eine rasche intrazelluläre Umwandlung, denn sobald die letzten Fettkugeln im Darmlumen verschwunden sind, lässt sich auch das Fett der Exkretzellen nicht mehr nachweisen.

e) *Die Bildung von Fett aus Eiweiss.*

Es ist schon früher darauf hingewiesen worden, dass das von den Mitteldarmzellen aufgenommene Eiweiss in Fett umgewandelt wird. Verschiedene Gründe sprechen zu Gunsten dieser Behauptung:

1. Werden Tiere von *Limnesia koenikei*, deren Epithelzellen kein Fett mehr gespeichert haben, mit jungen Ephemeriden-Larven gefüttert, so enthält der Nahrungsbrei nur geringe Fettmengen. Das Eiweiss wird auf die schon beschriebene Weise von den Eiweisszellen aufgenommen und intrazellulär verdaut. Am Schluss dieser Verdauung können zwischen den dunkeln Eiweissvakuolen mehrere geschwärzte Fettkugeln beobachtet werden. Da das Fett des Nahrungsbreis noch nicht phagocytiert worden ist, bleibt nichts anderes übrig als anzunehmen, dass aus dem Eiweiss Fett entstanden sein muss. Dieses wird nicht in der Eiweisszelle aufgespeichert, sondern gelangt auf eine uns unbekannte Art durch die Zellmembran in die Epithelzellen.

2. Das histologische Studium der Eiweisszellen spricht ebenfalls zu Gunsten unserer Theorie. Der sonderbare Umwandlungsprozess, der aus dem Eiweiss das Reservefett entstehen lässt, ist schon beschrieben worden (siehe Seite 749). Die grossen Kugeln, die um die 30. Stunde gebildet werden und deren Färbbarkeit abnimmt, sind zu auffallend, als dass sie übersehen werden können. Sie liegen in einer deutlichen, von Plasma begrenzten Vakuole, die auch dann noch bestehen bleibt, wenn die Kugel in ihrem Innern kleiner wird und verschwindet. Da mit dem Osmium-Test gezeigt werden kann, dass diese Vakuolen nun Fett enthalten, so folgt auch aus dieser Beobachtung, dass der eiweisshaltige Nahrungsbrei intrazellulär in Fett umgewandelt wird.

3. Auch die Exkretzellen vermögen das aufgenommene Eiweiss in Fett zu verwandeln. Die zahlreichen kleinen Eiweisskugeln (ca. 3 μ gross), die in der peripheren Zone der Exkretzellen während

der Verdauung entstehen, verlieren bei einer Zenker-Fixierung ebenfalls ihre Farbe in dem Grade, als sie nach der Flemming-Fixierung zunehmend geschwärzt erscheinen, so dass dann um die 48. Stunde nach Beginn des Saugaktes die kleinen Fettkugeln in den Exkretzellen eine entsprechende Randzone bilden können. Diese Zone verschwindet jedoch bald, und es ist anzunehmen, dass dieses Fett entweder sofort verarbeitet oder durch die Zellwände in die Epithelzellen verlagert wird.

Die Feststellung, dass bei den Wassermilben das Eiweiss in Fett umgewandelt wird, dürfte kaum bezweifelt werden. In der Literatur sind über dasselbe Phänomen bei anderen Tiergruppen mehrere entsprechende Beobachtungen zu finden. So haben z. B. Willier, Hyman und Rifenburg (1925) in ihrer Arbeit über die Verdauung bei Tricladen zeigen können, dass das in den Darmzellen gespeicherte Fett aus dem Nahrungseiweiss entstehen muss. Der chemische Werdegang der Fettbildung ist von diesen Autoren nicht endgültig abgeklärt worden, obgleich von ihnen vermutet wird, dass die Bildung des Fettes auf die folgende Art vor sich gehen sollte:

Eiweiss — Aminosäuren — Deaminosäuren — höhere Fettsäuren — Fett.

Da die kleinmolekularen Aufspaltungsprodukte histologisch nicht nachgewiesen werden können, so kann diese Hypothese selbstverständlich nicht auf ihre Richtigkeit hin geprüft werden.

Von grosser Bedeutung ist schliesslich noch die Frage, wo letzten Endes das Fett in der Zelle entsteht. Zwei Ansichten stehen sich hier gegenüber:

1. Das Fett wird in kleinen Tröpfchen im Plasma gebildet und verschmilzt dann zu grösseren Kugeln.
2. Das Fett entsteht in einer Vakuole, wobei das Plasma keinen wesentlichen Anteil an diesem Prozess zu haben scheint.

Es ist mir nie gelungen, das Fett in kleinen Tröpfchen in den Darmzellen zu entdecken, und der oben beschriebene Prozess der Umwandlung von Eiweiss in Fett, der wenigstens bei *Limnesia koenikei* in einer Vakuole stattzufinden scheint, spricht eher für die zweite Auffassung. Trotzdem möchte ich mich auf keine der

beiden Ansichten festlegen, denn es ist auch möglich, dass die Umwandlung von Eiweiss zu Fett im Plasma in so kleinen Mengen vor sich geht, dass diese kleinsten Tröpfchen mikroskopisch nicht nachzuweisen sind und erst beim Zusammenfliessen in der Vakuole sichtbar werden.

Der bei den Insekten so typisch ausgebildete Fettkörper zwischen Darm und Hypodermis fehlt den Hydracarinen völlig. Auch das bei Spinnen beschriebene Zwischengewebe (interstitielles Gewebe Millots) ist nicht ausgebildet. Croneberg (1888) will zwar bei den von ihm untersuchten Wassermilben einen Fettkörper entdeckt haben. Es handelt sich aber dabei, wie dies durch Thor (1902) später gezeigt worden ist, nur um gewisse Ovarialzellen, die im weiblichen Tier zwischen Mitteldarm und Hypodermis liegen. Da den Hydracarinen ein eigentlicher Fettkörper abgeht, so werden die Darmzellen in den Dienst der Fettspeicherung gestellt. Die Anwesenheit von Fett in der Hypodermis von *Hygrobates longipalpis* kann kaum als Speicherung von Reservestoffen betrachtet werden, denn diese kleinen Fettkugeln verschwinden auch bei lang andauerndem Hungern nicht. Dasselbe gilt auch für die fetthaltigen Tröpfchen in den reifen Eiern.

C. *Glykogen.*

Das Glykogen lässt sich in winzigen Tröpfchen in den Geweben der Wassermilbe nachweisen. Da die Best'sche Methode (Fixierung nach Carnoy) bei dem untersuchten Material nur selten einwandfreie Beobachtungen zulässt, so wurden keine Stufenuntersuchungen durchgeführt. Das Glykogen findet sich vor allem in wachsenden Eiern, in der Hypodermis und in der quergestreiften Beinmuskulatur. Es ist ferner in kleinsten Mengen mit dem Nahrungsbrei vermischt und wird bei der Verdauung von den Darmzellen aufgenommen. Die wenigen Beobachtungen, die bei den Verdauungsserien gemacht worden sind, genügen jedoch nicht, um hier genaue Angaben über den Stoffwechsel des Glykogens zu geben.

IV. Das Exkretionsorgan.

A. *Morphologischer Bau.*

Das Exkretionsorgan ist wohl das auffälligste Organ, das bei lebenden Hydracarinen beobachtet werden kann. Es liegt als unpaarer Schlauch auf dem Mitteldarm und wird wegen seiner dorsalen Lage von den älteren Autoren auch als Rückengefäss bezeichnet. Seine weisse Farbe verdankt es den hellen Guaninkristallen, die in grosser Menge in ihm aufgespeichert werden. Bei den Landmilben besteht dieses Organ aus zwei Exkretionsschläuchen (auch als Malpighische Gefässe bezeichnet). Diese münden in den Enddarm ein, und so werden durch die sogenannte Analöffnung nicht nur die unverdaulichen Nahrungsreste vom Mitteldarm entleert, sondern auch die guaninhaltigen Exkretstoffe des Exkretionsorgans. Da bei den Wassermilben der Enddarm zurückgebildet worden ist, so wird die Analöffnung zum eigentlichen Exkretionsporus. Das Exkretionsorgan steigt von diesem ventral gelegenen Porus zwischen dem Mitteldarm senkrecht in die Höhe und erstreckt sich auf der dorsalen Seite zuerst nach vorne. Im allgemeinen ist das Exkretionsorgan bei den Hydracarinen als unpaarer Schlauch ausgebildet, doch wird seine paarige Herkunft manchmal noch vorn durch eine Y-förmige Gabelung angedeutet. Bei *Hygrobates longipalpis* ist die paarige Anlage des Exkretionsorgans noch sehr deutlich zu erkennen (Abb. 13), denn der dorsale, mediane Schlauch gabelt sich im vorderen Drittel in zwei Äste, die zuerst seitwärts auseinander gehen und dann auf jeder Seite wieder nach hinten ziehen. Durch zahlreiche kleine Verästelungen wird die Oberfläche des Organs noch vergrössert. Bei *Limnesia koenikei* ist die Verschmelzung so weit gegangen, dass bei gewissen Tieren eine paarige Anlage kaum mehr vermutet werden kann (Abb. 14). Schaub (1888) hat das Exkretionsorgan bei *Hydryphantes* isoliert und dabei zeigen können, dass keine offene Verbindung zwischen Mitteldarm und Exkretionsorgan existiert. Diese Beobachtung kann durch das histologische Studium leicht bestätigt werden. Die Exkretionsschläuche liegen immer dicht

dem Darmgewebe an und erstrecken sich vorne so weit, dass auch die Speicheldrüsen noch von ihnen berührt werden.

Da das „Rückengefäss" sehr auffällig ist, so ist es verständlich, dass gewisse Autoren früher versucht haben, für die Bestimmung der Hydracarinen auch die Form des Exkretionsorganes zu berücksichtigen. Dass sämtliche Versuche misslingen mussten, kann durch die folgende Beschreibung gezeigt werden: Es ist schon früher ausgeführt worden, dass für das Studium der Verdauungsvorgänge hungernde Tiere verwendet werden müssen. Es hat sich nun bei meinen Versuchen bald herausgestellt, dass das Exkretionsorgan bei Hungertieren immer eine maximale Ausdehnung aufweist. Werden diese Tiere gefüttert, so wird gegen Ende des Saugaktes das

Abb. 13. — *Hygrobates longipalpis.*
Dorsalansicht eines Versuchstieres während einer Verdauungsphase. *a* = 3 Tage gehungert, *b* = 7 Stunden nach Beginn des Saugakts, *c* = 12 Tage gehungert. Auf dem dunkel punktierten Mitteldarm liegt das weisse Exkretionsgefäss.

Exkretionsgefäss immer entleert. Eine milchige Masse fliesst aus dem Exkretionsporus und vermischt sich mit dem Wasser. Befindet sich das Tier gerade am Boden des Gefässes, so bleibt die Exkretmasse noch etwa eine Stunde mehr oder weniger zusammengeballt und löst sich nur langsam auf. Dieses Exkret besteht aus einer Menge runder Körperchen, die eine starke Molekularbewegung besitzen. Im auffallenden Licht sind diese Guaninkristalle, denn nur um solche kann es sich hier handeln, weiss, bei durchfallendem Licht dagegen schwarz.

Die Entleerung des Exkretionsorgans steht in einem bestimmten Zusammenhang mit der Fütterung. Es ist mir bei den Versuchstieren nie gelungen, eine Entleerung ausserhalb der Zeit des Saugaktes zu beobachten. Sämtliche Tiere entleeren 1-3 Stunden

nach Beginn der Fütterung den Inhalt ihres Rückengefässes. Der Darm wird durch die aufgenommene Nahrungsflüssigkeit an die Körperwandung gedrückt, und so entsteht ein Druck auf das Exkretionsorgan. Die Entleerung erfolgt einzig und allein durch diesen Druck, denn eine eigene Muskulatur für die Kontraktion des Organs ist nicht ausgebildet. Eine völlige Entleerung des Inhalts findet während des Saugaktes nie statt, denn der mediane Schlauch enthält immer eine kleinere Menge von Guaninkristallen. Beim Fixieren der Tiere wird in vielen Fällen der gesamte Inhalt entleert. Das Exkretionsgefäss fällt zusammen und ist auf Schnitten sehr schwer nachzuweisen. In Ausnahmefällen kann es vorkommen, dass beim Betrachten der lebenden Versuchstiere unter dem Mikroskop die Exkretmasse durch den Druck des Deckglases ausgestossen wird. Die Entleerung wird also durch einen mechanischen oder chemischen Reiz ausgelöst. Bei Spinnen hat Millot ähnliche Beobachtungen gemacht. Die Entleerung der in der Kloake liegenden Kotmasse erfolgt bei diesen Tieren entweder nach der Einwirkung psychischer Reize oder in den weitaus meisten Fällen erst dann, wenn der Nahrungsbrei in das Lumen des Mitteldarms eindringt. Motas (1928) hat bei *Arrenurus*-Arten entsprechende Beobachtungen gemacht, nur behauptet er, dass das Exkretionsorgan während einer Fütterung mehrmals entleert wird. Ich habe bei meinen Versuchstieren immer nur eine einmalige Entleerung beobachtet.

Abb. 14. — *Limnesia koenikei.*
Dorsalansicht eines Versuchstieres.
a = 3 Wochen gehungert, *b* = 3 Stunden nach Beginn des Saugakts.

Lässt man die Tiere längere Zeit hungern, so dehnt sich das weisse Rückengefäss immer mehr aus, und schliesslich erscheinen diese Tiere beinahe weiss. Das Berühren mit einer Pipette hat dann eine sofortige Entleerung zur Folge.

Das Verhalten der extremen Hungertiere deutet nun darauf hin, dass das Exkretionsorgan der Hydracarinen dauernd arbeitet. Die Bildung der Guaninkristalle ist während der intrazellulären

Verdauung am stärksten, und man kann darum die Ansicht vertreten, dass gewisse, in den Darmzellen entstandene Exkretstoffe durch die Zellmembran diffundieren und so in das Exkretionsorgan gelangen können. Da aber während des Hungerns weiter guaninhaltige Kristalle produziert werden, so kann man in dieser Tatsache eine Stütze für eine Hypothese Millots sehen. Dieser Autor hat nämlich beobachtet, dass bei den Spinnen die Ausscheidung von Guaninkristallen dann ihr Maximum erreicht, wenn das Tier von seinen Reservestoffen leben muss. Da die „Malpighischen Gefässe" reich verzweigt sind und an alle wichtigen Organe angrenzen, so kann Millot mit Recht behaupten, dass die Ausscheidungsprodukte des Exkretionsorgans aus allen Geweben des Tieres stammen, und dass die Guaninkristalle als Endprodukte des Stoffwechsels aller Gewebe betrachtet werden müssen. Die Exkrete, die durch die intrazelluläre Verdauung des Nahrungsbreies entstehen, werden hingegen durch den Enddarm ausgestossen. Da bei den Wassermilben der Mitteldarm geschlossen ist, so bleiben diese Darmexkrete in den Zellen liegen.

B. *Histologischer Bau.*

Für das histologische Studium des Exkretionsorgans sind die Versuchstiere sehr ungünstig, und so können nur wenige Angaben gemacht werden. Die Wandung des Organs ist bei *Hygrobates longipalpis* aus einem 2-6 μ hohen, plasmatischen Syncytium aufgebaut. Die Kerne sind etwa 12/6 μ gross und enthalten immer mehrere Nucleoli. Der Bildungsort der Guaninkristalle ist bei den Versuchstieren nicht entdeckt worden. Neben den zahlreichen Kristallen, die einen maximalen Durchmesser von 3 μ haben, können bis zu 12 μ grosse Vakuolen festgestellt werden, die auf ungefärbten Schnitten eine violette Farbe annehmen. Diese Vakuolen liegen in geringer Zahl im Lumen des Exkretionsorgans. Da sie zu allen Zeiten während der Verdauung nachzuweisen sind und auch bei *Limnesia koenikei* ausgebildet werden, so muss damit gerechnet werden, dass sie eine bestimmte Funktion ausüben.

V. Speicheldrüsen.

A. *Anatomie und Histologie.*

Wie schon erwähnt worden ist, sind die Hydracarinen Tiere mit extrakorporeller Verdauung. Diese Verdauungsart ist nur bei solchen Tieren möglich, die eine fermenthaltige Flüssigkeit in ihre Beute pressen können, so dass die Gewebe weitgehend aufgelöst werden. Innerhalb der Gruppe der Arthropoden wird diese vor-

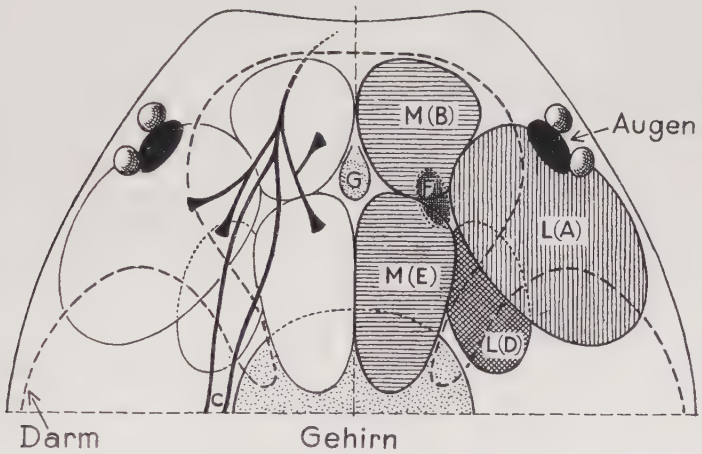


Abb. 15. — *Piona coccinea.*

Schematisierte Dorsalansicht des vorderen Körpergebiets. Lage und Verteilung der Speicheldrüsen. Bezeichnungen siehe Text. Auf der linken Seite sind die Ausfuhrgänge der Drüsen eingezeichnet worden.

verdauende Flüssigkeit entweder von den Drüsenzellen des Mitteldarmepithels geliefert, oder sie stammt aus den Speicheldrüsen. Die erste Möglichkeit wird bei vielen Insekten verwirklicht (*Carabus*, *Myrmeleo*-Larven etc.), die zweite bei Milben. Wie später gezeigt werden soll, kommt bei den Wassermilben das Ausstossen eines Mitteldarmsekrets nicht in Frage, und so muss das Speicheldrüsensekret die Vorverdauung ganz übernehmen. Da diese sehr intensiv ist, so ist es durchaus verständlich, dass die Speicheldrüsen in

einer starken Ausbildung vorhanden sind. Sie liegen als grosse acinöse Organe im Vorderende des Körpers, teils noch unter und zwischen den drei vorderen Darmlappen, teils im darmfreien vordersten Gebiet (Abb. 15).

Es ist überaus schwierig, auf Grund der Literaturangaben einen Einblick in die Lagebeziehungen der Speicheldrüsen zu bekommen. Es muss daher zuerst versucht werden, die Deutungen und Bezeichnungen der früheren Autoren miteinander zu vergleichen, damit das Problem, diese Organe bei den verschiedenen Gattungen zu homologisieren, soweit als möglich abgeklärt werden soll.

Da in einer später erscheinenden Arbeit gezeigt werden kann, dass *Eylais* im System der Hydracarinen eine Sonderstellung einnimmt, so ist es unnötig, die Arbeit von A. Croneberg (1878) weiter zu berücksichtigen. Die für das Gebiet der Speicheldrüsen wichtigste Untersuchung stammt auch hier von Sig Thor (1903). Auf Grund seiner Studien an *Erythraeus* und *Rynchophus* unterscheidet er sieben Drüsenpaare, die er, wenn auch meist vergeblich, bei den Wassermilben nachzuweisen versucht. Dann vergleicht er seine Ergebnisse mit denen der frühern Autoren Schaub (1888) und Michael (1895) und identifiziert die Namen der verschiedenen Drüsen von *Lundbladia (Thyas)* und *Hydryphantes (Hydrodroma)* mit den von ihm eingeführten Bezeichnungen. Dabei sind ihm zwei Fehler unterlaufen; er zweifelt nämlich daran, dass seine „Glandulae reniformes", die er den "reniform glands" Michaels richtig gleichstellt, mit den lateralen Munddrüsen Schaubs verglichen werden müssen und setzt daher in seiner Aufstellung ein völlig unberechtigtes Fragezeichen. Weiterhin stellt er die medianen Munddrüsen Schaubs mit seinen Glandulae oesophageales anteriores (5°) gleich. Wenn er aber die „quadrate glands" Michaels seinem dritten Paare zuordnet, so ist es vollständig unerklärlich, warum er die medianen Munddrüsen Schaubs nicht auch seinem dritten Paare gleichsetzt. Das Studium der Thor'schen Arbeit wird noch dadurch erschwert, weil in seiner Aufstellung über die Speicheldrüsen ein Druckfehler vorhanden ist; denn das fünfte Paar muss mit „Glandulae oesophageales anteriores" (und nicht mit posteriores) bezeichnet werden. Schon Lundblad (1930) hat auf diese Unregelmässigkeiten zum Teil aufmerksam gemacht und hat eine bedeutend bessere Bezeichnungsweise eingeführt, die auch hier, mit einer Modifikation, eingehalten werden soll.

Auf Grund genauer Untersuchungen an *Hygrobates longipalpis*, *Limnesia koenikei* und *Piona coccinea* versuche ich eine vorläufige Aufstellung der Speicheldrüsen zu geben. Diese Aufstellung kann jedoch erst dann als endgültig betrachtet werden, wenn sie durch eine vergleichend-anatomische Untersuchung möglichst vieler Gattungen auf ihre Richtigkeit hin geprüft worden ist. Ich habe auf eine solche Studie vorläufig verzichtet, weil sie das Hauptproblem dieser Arbeit, nämlich die Verdauung, nicht beeinflussen kann.

Die Speicheldrüsen der Hydracarinen werden in dieser Studie folgendermassen bezeichnet:

1) Glandulae tubulares (Thor) = tubular salivary glands (Michaels) = schlauchförmige Munddrüsen (Schaub) = C (Lundblad) = *C*.

2) Glandulae reniformes (Thor) = reniform salivary glands (Michael) = seitliche nierenförmige Munddrüsen (Schaub) = A (Lundblad) = Lateral (A) = *L(A)*.

3) Glandulae dorsales anteriores (Thor) = quadrate glands (Michael) = mediane nierenförmige Munddrüsen ? (Schaub) = B (Lundblad) = Median (B) = *M(B)*.

4) Glandulae dorsales posteriores (Thor) = quadrate glands (Michael) = mediane nierenförmige Munddrüsen? (Schaub) = E (Lundblad) = Median (E) = *M(E)*.

5) Glandulae oesophageales anteriores (Thor) = reniform salivary glands (Michael) = seitliche nierenförmige Munddrüsen ?? (Schaub) = D (Lundblad) = Lateral (D) = *L(D)*.

6) Glandulae oesophageales posteriores (Thor) = fourth salivary glands (Michael) = F (Lundblad) = *F*.

7) Glandulae trachealis impar = azygous salivary gland (Michael) = G (Lundblad) = *G*.

Die Ergebnisse der Pollock'schen Untersuchung (1898) über die Anatomie von *Hydrachna inermis* sind hier nicht berücksichtigt worden. Wohl hat auch dieser Autor eine tubulöse Drüse gefunden. Weiter beschreibt er auch eine laterale Drüsengruppe, die aus zwei kleinen runden Organen besteht (wahrscheinlich L(A) und L(D)), und eine mediane Gruppe mit einer grossen, runden Drüse (M(E))

und einer kleinen unregelmässigen Drüse (M(B)). Die Beschreibungen Pollocks sind jedoch viel zu knapp, als dass die einzelnen Drüsen eindeutig in das oben stehende Schema eingereiht werden könnten.

Es muss betont werden, dass die obige Homologisierung nur auf Grund der Lage der Drüsen und ihrer Ausfuhrgänge erfolgt ist, dass aber der histologische Bau für dieses Vorgehen gar nicht berücksichtigt worden ist.

Die schlauchförmige oder tubulöse Drüse ist von allen Autoren richtig erkannt worden, denn sie ist durch ihren Bau so auffallend, dass sie niemandem entgehen kann. Sie liegt auf beiden Seiten des Körpers und ist ein sehr langer, vielfach gewundener Schlauch. Abbildung 16 gibt ihren Verlauf bei *Hygrobates longipalpis* wieder; es lassen sich an dieser Drüse deutlich drei Teile unterscheiden: 1. ein langer, stark gewundener Schlauch mit einem deutlichen Stäbchensaum; 2. ein etwas dickerer Gang ohne Stäbchensaum, und 3. ein Reservoirteil. Je nach der Gattung ist der Verlauf der schlauchförmigen Drüse verschieden. Die Glandula tubularis scheint sämtlichen Hydracarinen eigen zu sein. Sie soll zwar nach van Vleet (1897) in *Limnochares aquatica* fehlen; es ist mir aber gelungen, diese Drüse auch in dieser Gattung einwandfrei nachzuweisen. Der geschlängelte Teil der Drüse liegt immer dicht dem Mitteldarm an, der an dieser Stelle durch das hochschichtige Epithel ausgezeichnet ist. Ob das enge Zusammenwachsen dieser

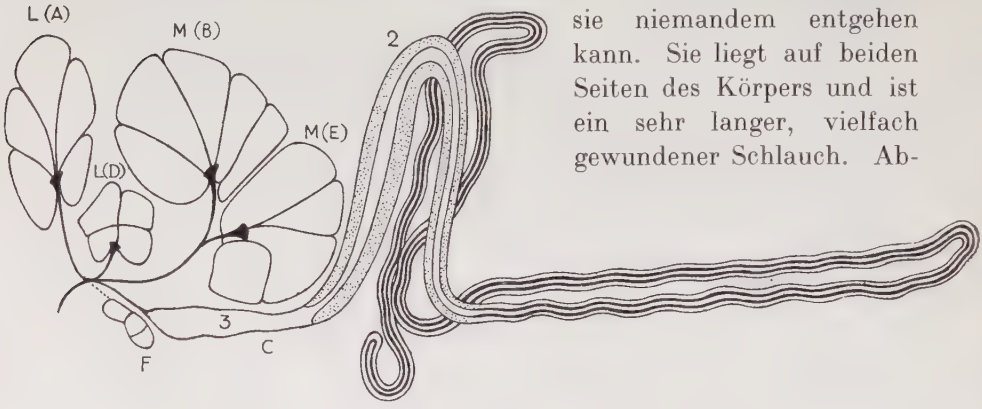


Abb. 16. — *Hygrobates longipalpis.*

Lage und Verteilung der Speicheldrüsen (Sagittalansicht). M(B) und M(E) sind in die Ebene der lateralen Drüsengruppe projiziert worden. Bezeichnungen siehe Text.

beiden Organe eine Bedeutung für die Funktion der Drüse besitzt, kann nicht beurteilt werden; jedenfalls ist keine offene Verbindung zwischen Darm und Drüse nachzuweisen.

Die tubulösen Drüsen sind von Thor als umgewandelte Malpighische Gefässe betrachtet worden. Er nimmt an, dass durch den Verlust des Enddarms diese Organe ihre Exkrete nicht mehr in den Enddarm entleeren konnten. Daher haben sie sich losgelöst und haben ihre Funktion geändert. Sie treten in den Dienst der Sekretion ein und ergiessen ihre Sekrete in den Vorderdarm. Diese Hypothese wird von Thor durch den Vergleich des histologischen Baus der tubulösen Drüsen mit dem der Malpighischen Gefässe gestützt. Es zeigen sich nämlich auffallende Vergleichspunkte: Beide Organe besitzen in ihrem typischen Verhalten ein einschichtiges, syncytiales Epithel. Wohl gibt es auch Malpighische Gefässe mit deutlichen Zellgrenzen, dasselbe gilt aber auch für die schlauchförmigen Drüsen (z. B. bei *Hygrobates longipalpis*). Beide Organe weisen in vielen Fällen einen Stäbchensaum auf, und das Plasma der Zellen ist immer radiär gestreift. Aber dennoch ist es nach meiner Ansicht eine verfehlte Spekulation, die stomodaeale Drüse der Hydracarinen (einem Vertreter der *Arachnoidea !*) mit den proctodaealen Exkretionsorganen der Insekten homologisieren zu wollen. Wenn schon Anknüpfungspunkte mit anderen Tiergruppen gesucht werden sollen, dann schon eher bei den Crustaceen, denn das Studium der Crustaceen-Anatomie gestattet uns, die schlauchförmigen Speicheldrüsen der Wassermilben mit gewissen kopfständigen Drüsen dieser Arthropoden-Gruppe zu vergleichen.

Bei vielen Entomostracen finden sich im Gebiet des Vorderdarms Organe, die den tubulösen Drüsen der Wassermilben gleichgestellt werden könnten. Es sind dies die Antennen- und Maxillennephridien (siehe z. B. Gicklhorn 1931), die ebenfalls in ihrem histologischen Bau mit den schlauchförmigen Drüsen verglichen werden dürfen. Auch hier kann ein epitheliales Syncytium mit radiärer Streifung, ein Stäbchensaum und manchmal ein Reservoirteil gefunden werden; bei *Argulus foliaceus* findet sich sogar das gleiche Verhalten wie bei *Hygrobates longipalpis* wieder, indem der Stäbchensaum im vordersten Teil der Drüse fehlt. Auf Grund dieser Tatsachen könnten wir mit gleichem Recht behaupten, dass die schlauchförmigen Drüsen der Hydracarinen mit den Nephridien

der Crustaceen zu homologisieren seien; aber so lange nicht beweiskräftigere Ergebnisse vorliegen (vor allem aus dem Gebiet der Ontogenese), kann über Homologien dieser Drüsen nichts ausgesagt werden.

Schliesslich soll noch die Funktion der tubulösen Drüsen behandelt werden. Es ist mir nicht gelungen, auf Grund zahlreicher Stufenuntersuchungen einen geregelten Ablauf der Sekretion festzustellen. Nur einige wenige Tiere von *Hygrobates longipalpis* haben im Reservoir der Drüse eine fein granulöse Masse erkennen lassen; die Bildung des Sekrets im geschlängelten Teil der Drüse ist nur in wenigen Fällen beobachtet worden, aber diese Fälle sind in allen untersuchten Stadien vorhanden, so dass mit grosser Wahrscheinlichkeit angenommen werden kann, dass die Sekretbildung eine kontinuierliche sei. Vielleicht kann später eine andere Wassermilbe gefunden werden, bei der die Funktionen dieser Drüsen besser erkannt werden können. Über die Wirkung des Sekrets der schlauchförmigen Drüse können ebenfalls keine einwandfreien Angaben gemacht werden. Es soll nur erwähnt werden, dass dieses Organ wahrscheinlich eine Giftdrüse ist, denn bei mehreren Landmilben ist eine toxische Eigenschaft des Speichelsekrets nachgewiesen worden, wobei die Giftwirkung dem Ausscheidungsprodukt der tubulösen Drüse zugeschrieben wird (siehe Vitzthum (1931)). Die folgenden fünf Paare Speicheldrüsen können kurz behandelt werden.

Die nierenförmige Speicheldrüse L(A) kann durch ihre Lage und Grösse sofort gefunden werden. Sie liegt immer lateral (daher unsere Bezeichnung L) neben den medianen Drüsen (M). Sie dehnt sich von allen Speicheldrüsen am weitesten nach vorne aus. In den drei untersuchten Arten hat sie ungefähr die gleiche Grösse wie die mediane Drüsengruppe. Sie kann mit der weiteren lateralen Drüse L(D) nie verwechselt werden, weil diese immer bedeutend kleiner ist. Ihren Namen hat die Speicheldrüse darum erhalten, weil sie in vielen Fällen, aber nicht immer, die Gestalt einer Niere besitzt. Es muss aber betont werden, dass auch die medianen Speicheldrüsen die gleiche Form annehmen können (daher bei Schaub die „mediane nierenförmige Munddrüse"). Mit der Drüse L(A) muss am besten die zweite laterale Drüse L(D) besprochen werden. Michael hat bei *Lundbladia* an seiner „lateralen Speicheldrüse" zwei Ausfuhrgänge

beobachtet. Er gibt aber in seiner Zeichnung an, dass durch die histologische Untersuchung zwei Teile unterschieden werden können: Ein Teil dieser lateralen Drüse muss L(A) sein, der andere L(D). Diese Deutung darf darum vorgenommen werden, weil nach meinen Beobachtungen L(A) nie zwei Ausfuhrgänge besitzt. Die Drüse L(D) liegt nach Thor (es ist seine fünfte Drüse) und nach Lundblad unter L(A), etwas gegen die Mediane verschoben und über dem Reservoir der schlauchförmigen Drüse. Durch diese genaue Festlegung ist bei den drei untersuchten Arten die Drüse L(D) eindeutig erkannt worden. Es muss aber nochmals darauf hingewiesen werden, dass L(A) und L(D) bei gewissen Gattungen *(Lundbladia)* so eng nebeneinander liegen, dass sie zusammen als Einheit erscheinen. Die Ausfuhrgänge der beiden lateralen Speicheldrüsen können in Sagittalschnitten leicht beobachtet werden (Abb. 16 und 17). An der Stelle, wo sie sich vereinigen, münden sie in den Hauptspeichelgang ein, der von der medianen Drüsengruppe kommt.

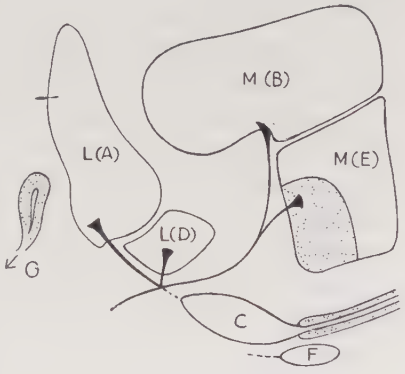


Abb. 17. — *Limnesia koenikei.*
Lage und Verteilung der Speicheldrüsen (Sagittalansicht). M(B), M(E) und G sind in die Ebene der lateralen Drüsengruppe projiziert worden. In M(E) als punktierte Fläche der hellgefärbte Drüsenteil.

Entsprechende Verhältnisse wie der laterale Drüsenkomplex zeigt auch auf jeder Seite des Körpers die mediane Speicheldrüsengruppe. In dieser verschmelzen die beiden Drüsen *M(E)* und *M (B)* bei *Lundbladia* so stark, dass sie von Michael ohne weiteres als eine Drüse mit zwei Ausfuhrgängen betrachtet worden sind. Lundblad gibt bei *Arrenurus mediorotundatus* (Thor) an, dass der ventrale Teil der „medianen Drüse" anders gefärbt sei als der dorsale. Er vermutet, dass diese Drüse zwei Ausfuhrgänge besitzen müsse, hat aber nur einen gefunden. Nun aber sind bei *Limnesia koenikei* die genau gleichen Lagebeziehungen der einzelnen Drüsen zu finden, und die mediane Drüse ist entsprechend gebaut wie in *Arrenurus mediorotundatus*. Es ist mir bei *Limnesia*

koenikei dagegen gelungen, zwei Ausfuhrgänge an dem medianen Drüsenkomplex nachzuweisen (Abb. 17). Auch hier nimmt der ventrale Teil der Drüse nach verschiedenen Färbemethoden immer eine andere Farbe an als der dorsale Drüsenkomplex. Bei genauer Beobachtung zeigt sich ferner, dass ein schief nach vorne ziehender, dorsoventraler Muskel mitten durch diese mediane Drüsenmasse geht und so die scheinbar einheitliche mediane Drüse in zwei Drüsen trennt. Die nach allen Färbemethoden dunkel gefärbte dorsale Speicheldrüse verlängert sich weit nach vorn, so dass in ihr die Glandula dorsalis anterior Thors gesehen werden kann, also mit M(B) bezeichnet werden muss. Die ventrale, zum Teil hellgefärbte Drüse liegt, wie dies auch der Sammelkanal verrät, hinten und direkt über dem Gehirn und muss nach Thor als Glandula dorsalis posterior = M(E) bewertet werden.

U. Schmidt (1935) hat in *Limnesia maculata* (O. F. Müll.) nur vier paarige und eine unpaare Speicheldrüse gefunden. Er gibt an, dass am „länglichen, medianen Drüsenpaar" vielleicht zwei sich später vereinigende Ausfuhrgänge vorhanden seien, kann aber keine „völlige Klarheit" schaffen. Weiter behauptet er, dass es sich um eine einheitliche Drüse handeln müsse. Auch in *Limnesia koenikei* lässt eine oberflächliche Beobachtung von sagittalen Schnitten ohne weiteres diese Behauptung aufkommen; ein gründliches Studium einer ganzen Schnittserie hingegen führt uns zur schon geäusserten Erkenntnis. Auch in *Hygrobates longipalpis* sind die beiden Drüsen weitgehend miteinander verschmolzen, sie sind aber auch hier durch einen Muskel an gewissen Stellen deutlich voneinander getrennt. *Piona coccinea* zeigt keinerlei Verschmelzung der beiden Drüsen. Ein Grössenunterschied zwischen M(B) und M(D) ist bisweilen vorhanden. In *Hygrobates* sind zwar beide Drüsen ungefähr gleich gross, und die hintere liegt direkt über dem Gehirn. In *Piona* ist M(E) die grössere Drüse, in *Arrenurus* und *Limnesia* ist es M(B). Es kann also keine allgemein gültige Regel aufgestellt werden, welche der beiden Drüsen die grössere ist.

Da Schaub (1888) bei *Hydryphantes dispar* nur eine mediane Drüse mit einem Ausfuhrgang erwähnt, so kann nicht festgestellt werden, zu welcher der von uns bezeichneten Drüse diese mediane Munddrüse gehört. Daher erscheint in der auf Seite 777 gegebenen Übersicht diese Drüse sowohl bei M(B) als auch bei M(E), in beiden Fällen aber mit einem Fragezeichen. Ob bei *Hydryphantes*

nur eine Drüse vorkommt, oder ob Schaub zu ungenau beobachtet hat, muss durch eine spätere Untersuchung abgeklärt werden.

Die Ausfuhrgänge von M(E) und M(B) vereinigen sich bald nach ihrem Austritt und bilden auf jeder Seite des Körpers einen Sammelkanal, der weit vorn an einer bestimmten Stelle die Gänge von L(D), L(A) und C aufnimmt. Der weitere Verlauf der beiden Hauptkanale kann nur schwer verfolgt werden, und wir müssen uns ganz auf Michael (1895) verlassen, der angibt, dass die beiden Gänge die Chitinbrücke des Rüssels durchsetzen und unweit derselben in einer schwach trichterförmigen Öffnung ausmünden. Schliesslich kann die Beobachtung Thors (1903), dass die Speicheldrüsengänge tracheenartig verstärkt sind, bestätigt werden. Diese Verstärkungen sind durchaus erklärlich, denn durch die Bewegung des Mundkegels könnten die Gänge leicht unterbunden werden.

Die letzte paarige Speicheldrüse ist mit *F* bezeichnet worden. Es darf angenommen werden, dass dies Michaels vierte Speicheldrüse ist; da eine genauere Beschreibung bei Michael aber fehlt, so dürfen wir uns auf diese Feststellung nicht allzu sehr verlassen. Von Thor wird diese Drüse als Glandula oesophagealis posterior bezeichnet und soll nur bei *Diplodontus* und *Limnochares* vorkommen. Lundblad beschreibt unter der Bezeichnung F einen kleinen, in dorsoventraler Richtung ausgezogenen Komplex von Zellen, der weit vorn liegt. Auch ich habe eine sechste Speicheldrüse gefunden, und zwar bei *Hygrobates*, *Limnesia* und *Piona*. Ich habe sie vorläufig ebenfalls mit F bezeichnet. Es muss aber nochmals betont werden, dass noch weitere Untersuchungen gemacht werden müssen, bis eindeutige Aussagen über die Drüse F gemacht werden können. Weder Lundblad noch ich selbst haben einen Ausfuhrgang dieser Drüse feststellen können.

Als siebente Drüse ist die unpaare Tracheendrüse Thors bezeichnet worden. Sie liegt in der Medianebene und ist am weitesten nach vorne gerückt. Nach Thor besitzt sie kaum einen Zusammenhang mit den bis jetzt beschriebenen Speicheldrüsen; es ist nach ihm eher wahrscheinlich, dass sie mit dem Tracheensystem in gewisser Beziehung steht. Auch ich habe die unpaare Drüse gefunden. Bei *Diplodontus despiciens* lässt sich ihr Ausfuhrgang bis zu jener Stelle einwandfrei verfolgen, wo die beiden Luftkammern (sygmoidales Organ) des Tracheensystems zusammenstossen. Eine Verbindung des Ganges mit dem Tracheensystem ist

zwar nicht eindeutig nachgewiesen worden, auffällig ist nur, dass nach dieser Stelle keine Spur eines Ganges mehr zu erkennen ist! Aus diesem Grunde möchte ich mit THOR annehmen, dass diese Drüse mit dem Tracheensystem in Verbindung steht. Weiter vermutet THOR, dass ein Teil der *Hygrobatidae* diese Drüse nicht besitzt, und durch meine Untersuchungen kann auch wirklich bestätigt werden, dass diese Tracheendrüse in *Hygrobates longipalpis* fehlt, dagegen in *Limnesia*, *Arrenurus* und *Piona* vorhanden ist. In *Unionicola crassipes* (Müll.) soll sie nach SCHMIDT in stark reduziertem Zustand vorkommen. Ob auf Grund der Anwesenheit dieser Drüse für die Systematik wichtige Folgerungen gezogen werden dürfen, ist durch weitere Untersuchungen noch abzuklären.

Nachdem die Lagebeziehungen der Speicheldrüsen weitgehend abgeklärt worden sind, kann versucht werden, das histologische Bild dieser Drüsen zu beschreiben. Im Laufe der vorliegenden Untersuchung hat sich herausgestellt, dass von den untersuchten Arten nur *Hygrobates longipalpis* für das Studium der Speicheldrüsen geeignet ist; denn in den Drüsen von *Limnesia koenikei* sind weder die Kerne noch die Zellen gut zu studieren. THOR gibt sogar an, dass er bei dieser letzteren Art in den Speicheldrüsen keine Zellkerne gefunden habe, eine Feststellung, die deutlich darauf hinweist, wie schwer die Kerne zu entdecken sind.

Die einzelnen Speicheldrüsen von *Hygrobates longipalpis* sind durch ihre Lagebeziehungen schon festgelegt worden (Abb. 16). Aber nicht nur durch ihre Lage können sie sofort erkannt werden, sondern auch durch Besonderheiten ihres histologischen Baus. Es müssen darum vorerst die histologischen Eigenschaften der Speicheldrüsen beschrieben werden und erst dann kann auf die Funktion dieser Organe näher eingegangen werden. Da die schlauchförmige Drüse nicht als eigentliche Speicheldrüse anzusehen ist (siehe oben), und da die unpaare Tracheendrüse hier fehlt, so können wir uns auf die Drüsen 2-6 beschränken (siehe auch Abb. 18 bis 24).

Die laterale Drüse L(A) zeigt die Gestalt eines länglichen, ca. 200 μ langen Ellipsoids und ist immer aus acht grossen Zellen aufgebaut. Diese sind konisch und treffen mit ihrer Spitze am Hilus der Drüse zusammen. Jede einzelne Zelle weist drei deutliche Zonen auf, die besonders im entleerten Zustand sehr gut zu erkennen sind. Peripher liegt ein breiter, intensiv färbbarer Plasmabezirk; dieser geht in einen stark vakuolisierten Teil über, in dem während

der aktiven Phase der Speichelbildung die Sekrettröpfchen beobachtet werden können. Zentral schliesst sich ein intrazellulärer Hohlraum an, der das fertig ausgebildete Speichelsekret aufnimmt. Der Kern liegt immer zwischen dem plasmatischen Wandbezirk und dem vakuolisierten Teil der Zelle; er ist ca. 35/15 μ gross und fällt in den meisten Fällen durch seinen grossen Nucleolus sofort auf; der letztere enthält in seinem Innern eine bis mehrere helle, lichtbrechende Vakuolen. Die ganze Drüse ist, wie auch die übrigen Drüsen, von einer äusserst feinen Tunica propria eingehüllt.

L(D) ist eine kugelige, ca. 80 μ grosse Drüse und besteht aus vier stark vakuolisierten Zellen. Der Zellkern ist in seiner längsten Achse ca. 15 μ gross; in seinem Innern liegen immer mehrere Nucleoli.

M(B) ist in den drei Hauptschnittebenen als rechteckige Drüse zu erkennen und hat folgende Dimensionen: 200/200/100 μ. Die 8-12 Zellen sind in Sagittalschnitten konisch und tendieren auch hier mit ihrer Spitze gegen den Beginn des Ausfuhrganges. Der histologische Bau entspricht dem der Speicheldrüse L(A), mit dem einzigen Unterschied, dass der periphere Plasmabezirk bedeutend schwächer ist; dagegen ist der mittlere, vakuolisierte Teil sehr gross. Der intrazelluläre Sammelraum ist stark reduziert. Der Zellkern ist ganz peripher verlagert und ist ca. 25 μ gross. In ihm findet sich meist nur ein Nucleolus, der in seinem Innern wiederum mehrere Vakuolen einschliessen kann.

M(E) hat eine ähnliche Gestalt und Grösse wie M(B), ist aber immer aus acht teilweise kubischen Zellen zusammengesetzt. In diesen ist der periphere plasmatische Bezirk wieder bedeutend stärker, und der Kern, der auch hier zwischen dem dichten peripheren Plasma und dem vakuolisierten Teil liegt, ist sehr gross. Er kann eine maximale Grösse von 40/25 μ erreichen und ist im gesamten Organismus der Wassermilbe der grösste Zellkern.

Die letzte, sehr kleine Drüse F liegt neben oder unter dem Reservoir der tubulösen Drüse und hat keine genau definierbare Gestalt. In ihrem Innern sind 6-8 sehr kleine Zellkerne von höchstens 5 μ Grösse zu entdecken. Die Membranen der einzelnen Zellen sind bei dieser Drüse nur schwer nachzuweisen.

B. *Das funktionelle Bild der Speicheldrüsen.*

Die grosse Bedeutung der Speicheldrüsen für die Verdauung der Hydracarinen ist schon einmal festgelegt worden, und es wäre sicher ein Mangel, wenn in dieser Arbeit nicht auch das funktionelle Bild dieser so lebenswichtigen Organe beschrieben würde. Es ist selbstverständlich, dass auch hier nur mit Hilfe von Stufenuntersuchungen die Bildung des Speichelsekrets beobachtet werden kann.

Von den fünf schon erwähnten acinösen Speicheldrüsen bei *Hygrobates longipalpis* zeigen nicht alle einen klaren Ablauf der verschiedenen Funktionsstadien, und so beschränken wir uns vorläufig darauf, die Zellen der aktivsten Speicheldrüse des ganzen Systems in den wichtigsten Stadien ihrer Tätigkeit zu beschreiben. Es ist dies die hintere, mediane Speicheldrüse, also M(E).

Wir gehen am besten von einem Zustand aus, wie er in einem Tiere festgestellt werden kann, das längere Zeit, d. h. mindestens 14 Tage, gehungert hat (Abb. 18 *a* und 19 *a*). Der weitaus grösste Teil jeder Zelle ist mit der einheitlichen Masse des Speichelsekrets angefüllt. Der intrazelluläre Hohlraum ist also auf ein Maximum ausgedehnt. Der plasmatische Wandbezirk und der vakuolisierte Teil sind dagegen auf ein Minimum zusammengepresst. Auch der Kern unterliegt diesem Druck und ist darum ganz flach; in seinem Innern befindet sich in den meisten Fällen nur ein grosser Nucleolus. Sobald das hungernde Tier auf eine Beute stösst, wird diese angefallen und die Mandibeln reissen in die Haut des Opfers eine Öffnung. Durch einen vorläufig unbekannten Mechanismus werden die Speicheldrüsen entleert, und das Speichelsekret kann in die Beute einfliessen. Untersuchen wir nun ein Tier, das vier Stunden nach der Fütterung fixiert worden ist, so sind die Zellen vollständig leer; sie sind in sich zusammengefallen und haben zwei Drittel ihrer ursprünglichen Grösse verloren (Abb. 18 *b*). Der Kern ist inzwischen voluminöser geworden (Abb. 19 *c*), und sein Nucleolus nimmt vielfach eine bizarre Gestalt an. Gleichzeitig haben sich vom Nucleolus einzelne Kugeln verschiedener Grösse losgetrennt und liegen zwischen dem eigentlichen Nucleolus und der Kernmembran. Wird dann ein Tier untersucht, das 10 Stunden nach der Fütterung abgetötet worden ist, so lassen sich im Kern zahlreiche (bis 50) Kugeln von einer Grösse von 2-5 μ verfolgen; immer aber kann daneben eine grössere Masse

beobachtet werden, die sich gleich färbt wie die kleinen Kugeln, und die als eigentlicher Nucleolus angesehen werden muss (Abb. 19 *d*). Der Zustand des Plasmas hat sich inzwischen noch nicht verändert. 20 Stunden nach der Fütterung zeigt der Kern immer noch ein ähnliches Bild wie bei 10 Stunden; dagegen erscheinen im vakuolisierten Plasmateil zahlreiche, stark färbbare Kugeln (nach der Millot-Färbung intensiv rot: Säurefuchsin). Diese Sekretkugeln sind 4-8 μ gross. Ein kleiner Teil des intrazellulären Sammelraums schliesst in sich schon das fertig ausgebildete Speichelsekret ein (Abb. 18 *c*). Die erwähnten Kugeln sind nichts anderes als die Vorstufen des Speichels. Die Zahl der Sekretkugeln wird in der Folgezeit immer mehr gesteigert; darum finden sich in den nächsten 2-4 Tagen diese Tröpfchen in einer maximalen Anzahl im vakuolisierten Teil der Zelle. Gleichzeitig vermehrt sich auch die Masse des Speichelsekrets. Im Kern verschwinden allmählich die zahlreichen kleinen Nucleoli, und nur noch einige wenige grössere Nucleolarmassen sind in ihm vorhanden (Abb. 18 *d* und 19 *e*). 10-14 Tage nach der Fütterung sind

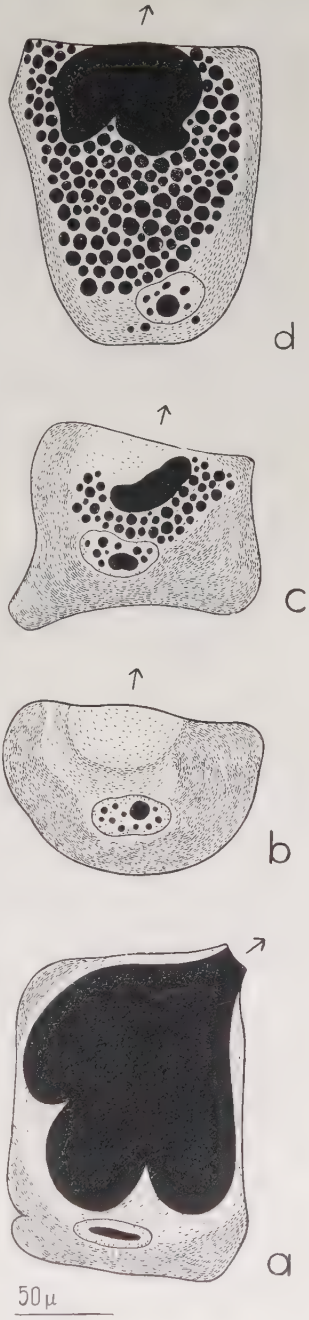


Abb. 18.

Hygrobates longipalpis.

Sagittalschnitte von vier Zellen von M(E) während der Verdauung. *a* = vor Beginn des Saugaktes (14 Tage Hunger), *b* = 4 Stunden, *c* = 20 Stunden, *d* = 48 Stunden nach Beginn des Saugaktes. Mit dem Pfeil wird die Ausmündungsstelle der Zellen bezeichnet. Schwarz = Sekretkugeln und Sekret. Gestrichelte Fläche = Plasma (siehe Text).

keine Sekretkugeln mehr zu beobachten, und der Sammelraum jeder Zelle ist maximal mit Speichelsekret angefüllt. Im allgemeinen schliesst dann der Kern nur noch einen einzigen Nucleolus in sich ein.

Aus den obigen Beobachtungen müsste man eigentlich erwarten, dass die Tiere erst nach mindestens 10 Tagen eine Beute anfallen und aussaugen vermöchten. Versuche haben ergeben, dass diese Bedingung gar nicht erfüllt werden muss, denn schon ein Tag nach der Fütterung werden die Beutetiere wieder angefallen. Nach einem Tag ist aber, wie dies schon gezeigt worden ist, bei *Hygrobates longipalpis* die intrazelluläre Verdauung beendigt. Die Wassermilbe geht also auf neue Nahrungssuche, bevor das Speichelsekret in maximaler Menge ausgebildet ist. Zahlreiche Tiere,

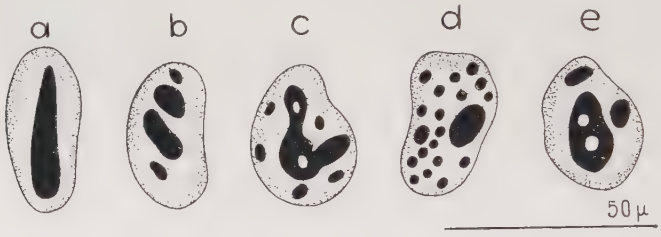


Abb. 19. — *Hygrobates longipalpis.*
Das Verhalten des Kernes von M(E) während der Verdauung. *a* = Hunger, *b* = 2 Stunden, *c* = 4 Stunden, *d* = 10 Stunden, *e* = 48 Stunden nach Beginn des Saugaktes.

welche sofort nach dem Fang im Freien fixiert worden sind, haben auch nie prall angefüllte Speicheldrüsen aufgewiesen. Aus dieser Beobachtung darf daher der Schluss gezogen werden, dass die maximale Bildung des Sekrets unter natürlichen Bedingungen nie erreicht wird. Um diesen normalen Bedingungen zu entsprechen, sind darum für die Untersuchungen der Verdauungsvorgänge immer nur solche Tiere verwendet worden, die höchstens sechs Tage gehungert haben, also in einer Zeit gefüttert worden sind, da die Sekretbildung immer noch anhält.

In Abbildung 18 sind die wichtigsten Stadien der funktionellen Speicheldrüsenzelle schwach schematisiert wiedergegeben worden. Es ist dabei noch versucht worden, die Veränderungen der Zellgrösse zu veranschaulichen. Die Veränderungen des Kerns sind in Abbildung 19 dargestellt worden.

Bis jetzt sind wir vorwiegend deskriptiv vorgegangen. Es muss aber doch versucht werden, eine Deutung der Vorgänge der Sekretbildung zu geben. Sicher spielt der Kern in diesem Prozess eine grosse Rolle, denn die Aufteilung des Nucleolus in eine grosse Zahl von kleinen Kugeln ist eine sehr auffallende Erscheinung. Es drängt sich einem ohne weiteres die Ansicht auf, dass die vom Nucleolus abgeschnürten Kugeln den Kern verlassen müssen. Verschiedene Autoren haben bei anderem Material diese Hypothese ebenfalls geäussert, und es sollen von den neuern Arbeiten nur diejenigen von J. Millot (1926) und P. Krüger (1923) zum Vergleich herangezogen werden. Nach Millot besitzen die Fermentzellen im Mitteldarm der Spinnen Kerne, in denen während der aktiven Phase der Fermentbildung Kugeln entstehen, die sich vom Nucleolus lösen. Diese Kugeln müssen nach Millot die Kernmembran durchdringen und wandern ins Plasma ein, wo sie in eigentliche Fermentkugeln umgewandelt werden. Eine ähnliche Beobachtung hat P. Krüger in den Zellen der Zementdrüsen von Cirripedien gemacht. Die Kerne dieser Zellen haben in einem Anfangsstadium nur einen Nucleolus in ihrem Innern eingeschlossen. Setzt eine intensive Tätigkeit der Drüse ein, so entstehen an der Oberfläche des Nucleolus Fortsätze, von denen kleine Nucleoli abgeschnürt werden. Nach Krüger besitzt die Nucleolarsubstanz die Fähigkeit, die Kernmembran bei einer Berührung aufzulösen, denn auf Schnitten hat Krüger deutlich zeigen können, dass die Membran an gewissen Stellen unterbrochen worden ist, und dass an diesen Stellen die zahlreichen Kernkörperchen austreten. Nach dem Ausstossen der Nukleolarmassen vermag der Kern seinen Nucleolus zu regenerieren. Nach Krüger ist der Kern der alleinige Produzent des Sekrets, das zuerst in Form von Nucleoli erscheint, dann als Proferment den Kern verlässt und im Plasma zum eigentlichen Ferment heranreift. Auch bei *Hygrobates longipalpis* lässt sich ein ähnlicher Vorgang denken, denn mehrere Tatsachen zwingen uns dazu, das Verlassen der Nucleoluskugeln aus dem Kern als höchst wahrscheinlich zu erklären. Die Sekrettröpfchen sind im Plasma immer in der Nähe des Kerns am stärksten angehäuft. Sie liegen immer im vakuolisierten Teil der Zelle zwischen Kern und Sammelraum, nie aber im peripheren Plasmabezirk, der doch immerhin ein recht breites Band bildet (Abb. 18 und 22). Also kommt der letztere Teil für

die Bildung der Sekrettröpfchen gar nicht in Frage. Es bleiben nur noch Kern und vakuolisiertes Plasma übrig. Nun aber zeigt der Kern in den meisten Fällen eine deutliche Eindellung in der Richtung gegen den Sammelraum, und gerade im Gebiet jener Stelle sind die Sekretkugeln am stärksten gehäuft. Die Eindellung des Kerns kann so gedeutet werden, dass hier fortwährend die Nucleoli austreten, ohne dass die Kernmembran weitgehend aufgelöst werden muss. Das Austreten der Tröpfchen geht sicher sehr rasch vor sich, denn es ist auf den zahlreichen untersuchten Schnittpräparaten nie eindeutig nachgewiesen worden. Trotzdem muss ich an meiner Behauptung festhalten, denn das Verhalten der Sekretkugeln ist sowohl im Kern als auch im Plasma das gleiche: In beiden Fällen nehmen die Kugeln nur acidophile Farben an (z. B. bei der Millotfärbung Säurefuchsin). Auch die Grössenverhältnisse sprechen für unsere Behauptung; denn, sind die Kugeln im Kern 1-10 μ gross, so finden sich im Plasma nur Kugeln, die mindestens 6 μ im Durchmesser besitzen. Auf Grund dieser Feststellung kann behauptet werden, dass das vakuolisierte Plasma nicht als Bildungsort der Sekretkugeln in Frage kommt, denn sonst müssten in ihm kleine und kleinste Tröpfchen gefunden werden. Damit bleibt nur noch der Kern als einziger Produzent des Speichelsekrets übrig.

Die Bildung der einheitlichen Sekretmasse, die im intrazellulären Raum jeder Zelle liegt, kann gut beobachtet werden. Je weiter die Sekrettröpfchen vom Kern entfernt sind, desto grösser werden sie und erreichen im Maximum einen Durchmesser von 10 μ. Schliesslich verschmelzen sie mit der schon gebildeten einheitlichen Sekretmasse. Sind die Tröpfchen nach der Millotfärbung zuerst rot (Säurefuchsin), so ändern sie, wenn sie grösser werden, allmählich ihre Farbe und erscheinen zum Schluss als grüne Kugeln (Lichtgrün). Die Verschmelzung dieser grünen Kugeln mit dem gleich gefärbten Speichelsekret muss rasch erfolgen, denn sie ist nur in wenigen Fällen nachgewiesen worden. Die Grössenzunahme der Sekrettröpfchen kann so gedeutet werden, dass die fermenthaltigen Kugeln im Plasma eine Reifung durchmachen müssen und dabei durch Substanzen, die vom Plasma stammen mögen, vergrössert werden.

Vorgreifend kann auch noch erwähnt werden, dass in den übrigen Speicheldrüsen in den weitaus meisten Fällen nur dann

Sekrettröpfchen festgestellt werden können, wenn der Kern mehrere Nucleoli in sich einschliesst. Aus diesen Gründen muss darum die schon geäusserte Meinung vertreten werden, dass die Bildung des Speichelsekrets weitgehend durch den Kern besorgt wird.

Absichtlich ist bis jetzt eine Phase der funktionellen Speicheldrüse nicht erwähnt worden, weil diese das scheinbar einheitliche Bild etwas kompliziert. Werden nämlich Tiere untersucht, die im Zeitpunkt des Saugaktes (siehe Seite 729) fixiert worden sind, so bieten die Speicheldrüsen einen ungewohnten Anblick. In gewissen Tieren sind einzelne oder alle Zellen entleert, in anderen Tieren sind hingegen die Zellen in grosser Tätigkeit. Wohl besitzt der Zellkern in seinem Innern mehrere Nucleoli, die wahrscheinlich auch austreten mögen (Abb. 19 *b*), viel wichtiger ist aber die Beobachtung, dass im vakuolisierten Teil der Zellen kleine und kleinste Tröpfchen in den Winkeln des Plasmagitters entdeckt werden können (Abb. 20). Diese kleinen Kugeln von einer Grösse unter 1 μ müssen grösser werden, denn es sind alle Übergangsstadien bis zu den grössten Tropfen von ca. 10 μ vorhanden. Auch hier erfolgt ein Zusammenfliessen der einzelnen Sekretkugeln zu einer einheitlichen Sekretmasse, aber nicht in so grossem Ausmasse wie bei den hungernden Tieren.

Abb. 20.
Hygrobates longipalpis.
Die Bildung der Sekretmasse in den Winkeln des Plasmagitters. Eine Stunde nach Beginn des Saugaktes.

Wie schon erwähnt dauert der Saugakt 1-2 Stunden (siehe Kapitel 2). Beim ersten Anstechen der Beute wird das während des Hungerns produzierte Sekret in die Gewebe gepresst, und nach ca. 10-12 Minuten wird die inzwischen aufgelöste Nahrung eingepumpt. Während der Zeit des Einpumpens muss in den Zellen der Speicheldrüsen in kürzerster Zeit neues Sekret produziert werden, das in der nächsten Ruheperiode (immer noch während des Saugaktes) wieder ausgestossen wird. Die Sekret-

bildung erfolgt in diesem Falle nicht im Kern, denn die zahlreichen kleinen Tröpfchen in den Winkeln des Plasmagitters entstehen ohne Zweifel im Plasma. Der Kern scheint also in dieser Phase an der Speichelbildung keinen wesentlichen Anteil zu haben. Es ist darum auch fraglich, ob die Speichelflüssigkeit, die während des Saugaktes produziert wird, die gleiche Zusammensetzung hat, wie die des hungernden Tieres.

Nach den obigen Ausführungen entsteht das Speichelsekret im hungernden Tiere letzten Endes im Kern, im saugenden Tier dagegen im Plasma. Bei Spinnen sind von anderen Autoren ähnliche Beobachtungen gemacht worden. Nach Millot (1926) stammen die Fermentkugeln in den Mitteldarmzellen aus dem Kern. Schlottke (1933 *b*) hat die Ergebnisse Millots nachgeprüft und ist zu einem anderen Resultat gekommen. Nach ihm entstehen nämlich die Fermentkugeln nicht im Kern der Fermentzellen, sondern im Plasma. Haben vielleicht beide Autoren recht, nur dass Millot die Fermentbildung im hungernden Tier beobachtet hat, Schlottke dagegen die im saugenden Tier ? Vielleicht können weitere Untersuchungen an Spinnen diese Frage abklären.

Abschliessend möchte ich meine vorläufige Meinung über die Bildung des Speicheldrüsensekrets so formulieren:

1. Im hungernden Tier ist der Kern der Hauptproduzent des Sekrets. Die Nucleolarmassen treten als Profermente durch die Kernmembran aus und machen im Plasma eine Reifung durch, wobei das Plasma wahrscheinlich gewisse Zusatzprodukte abgibt.
2. Im saugenden Tier ist das Plasma zum grössten Teil der Bildungsort des Sekrets, der Kern spielt nur eine untergeordnete Rolle.

Es bleibt mir zum Schluss noch übrig, die Tätigkeit der übrigen Speicheldrüsen zu beschreiben. Neben M(E) ist L(A) die weitaus aktivste Drüse, die in ihrer Aktivität jedoch hinter M(E) steht. Die Kerne dieser Drüsenzellen sind ebenfalls recht gross (30 μ), erreichen aber nie die Grösse der Kerne von M(E). Die Zahl der kleinen Nucleolarkugeln ist eine recht bescheidene (höchstens fünf neben dem Hauptnucleolus), und damit hängt sicher auch die langsame Bildung des Sekrets zusammen. Die Sekrettröpfchen sind nie in grosser Zahl vorhanden. Erst nach längerem Hungern

verschmelzen sie zu einer einheitlichen Sekretmasse. Diese hat aber keine so grosse Ausdehnung wie die der Drüse M(E). In Abbildung 21 ist eine Zelle dieser Drüse dargestellt worden; es ist daraus zu ersehen, dass in einem Tier, das acht Tage gehungert hat, die Sekretbildung deutlich vorhanden ist. Die Zahl der Sekretkugeln ist eine beträchtliche, der intrazelluläre Sammelraum ist dagegen nur mit einer geringen Menge des Speichelsekrets angefüllt.

Die nächste, noch schwächere Drüse ist M(B). Die Kerne dieser Zellen sind noch kleiner

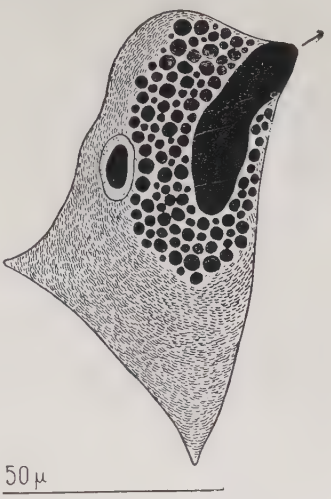


Abb. 21. — *Hygrobates longipalpis.*
Aktive Zelle von L(A).
Tier 8 Tage lang gehungert.

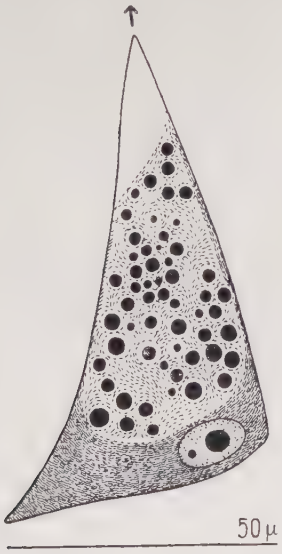


Abb. 22. — *Hygrobates longipalpis.*
Aktive Zelle von M(B).
Tier 8 Tage lang gehungert.

und schliessen während der aktiven Phase der Sekretbildung nur in wenigen Fällen einige wenige Nucleoli ein. Auch sind in dieser Drüse die Sekrettröpfchen nie in einer grossen Zahl vorhanden. Abbildung 22 gibt eine Zelle wieder, die eine maximale Zahl von Sekrettröpfchen im vakuolisierten Plasmateil enthält.

Die Speicheldrüse L(D) ist, wie schon erwähnt worden ist, in ihrem histologischen Bau etwas verschieden. Der periphere Plasmabezirk ist so schwach, dass er nur schwer nachgewiesen werden kann. Der Kern ist noch kleiner als der der schon beschriebenen Drüsen, er schliesst aber in seinem Innern in vielen Fällen mehrere

(bis 6) gleichgrosse Nucleoli ein. Während der aktivsten Phase der Speichelbildung (also 6-48 Stunden nach der Fütterung) sind im Plasmagitter zahlreiche, aber äusserst kleine Sekrettröpfchen zu verfolgen, die niemals miteinander zu verschmelzen vermögen (Abb. 23). Da den Zellen ein Sammelraum fehlt, so bleiben die Tröpfchen im Plasmagitter liegen und verschwinden erst beim Entleeren des übrigen Speichelsekrets. Mehr kann über diese Drüse nicht ausgesagt werden.

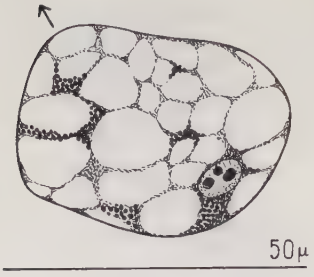


Abb. 23. — *Hygrobates longipalpis.* Aktive Zelle von L(D). Maximale Sekretbildung während des Hungerns.

Die kleine Speicheldrüse F ist nur in wenigen Fällen als aktive Drüse beobachtet worden. Von über hundert untersuchten Tieren von *Hygrobates longipalpis* haben nur drei im Innern der Drüse einige wenige, aber relativ grosse Sekretkugeln aufgewiesen (Abb. 24). Es ist klar, dass aus der geringen Zahl der beobachteten Tiere mit aktiver Drüse keine Schlüsse gezogen werden können.

Die Funktionsstadien der Speicheldrüsen sind hier nur auf Grund von Studien an *Hygrobates longipalpis* beschrieben worden. Endgültige Theorien über die Tätigkeit dieser Drüsenkomplexe können selbstverständlich erst dann gemacht werden, wenn weitere Vertreter der Hydracarinen untersucht worden sind. Verschiedene Probleme sind dabei noch abzuklären. So ist z. B. hier die Frage noch nicht beantwortet worden, aus welchen Fermenten das Speichelsekret aufgebaut ist. Es müssen wahrscheinlich verschiedenartige Fermente vorhanden sein, denn es ist kaum anzunehmen, dass die fünf so verschieden gebauten acinösen Speicheldrüsen das gleiche Ferment erzeugen.

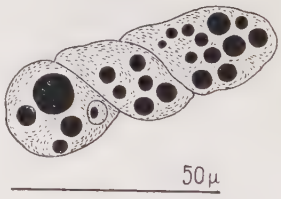


Abb. 24. — *Hygrobates longipalpis.* Drei aktive Zellen von F.

VI. Theoretische Betrachtungen zur Verdauung der Hydracarinen.

Nach den bis heute vorliegenden Beobachtungen scheinen sämtliche Hydracarinen eine carnivore Ernährungsweise zu haben (nach Motas, 1928, soll möglicherweise *Hydrachna* sich von vegetabilen Stoffen ernähren). Als Beute werden meist Tiere angefallen, die bedeutend grösser sind als die angreifende Wassermilbe. Da nur flüssige Nahrung aufgenommen werden kann, so müssen die Gewebe der Beute zuerst durch eine extrakorporelle (präorale) Vorverdauung aufgelöst werden. Dies geschieht bei den Arthropoden durch einen fermenthaltigen Saft, der entweder als Mitteldarmflüssigkeit ausgespieen wird oder von den Speicheldrüsen in die Beute entleert wird. Bei den Wassermilben kommt das Ausstossen eines Mitteldarmsekretes nicht in Frage, denn es ist durch die vorliegende Untersuchung gezeigt worden, dass im Mitteldarm eines hungernden Tieres keine aktiven Drüsenzellen zu finden sind, und dass erst nach dem Eindringen der Nahrungsflüssigkeit die Exkretzellen mit der Fermentbildung beginnen. Die auflösende Wirkung der ausgestossenen Flüssigkeit kann demnach nur dem Speichelsekret zugeschrieben werden. Dieses enthält sicher noch einen Giftstoff, der die Beute lähmt und abtötet. Es ist nun auffallend, dass bei den prostigmatischen Milben (zu denen u. a. auch die Hydracarinen gehören) die Speicheldrüsen als acinöse Gebilde so stark vertreten sind, während bei den anderen Acarinen (mit einer Ausnahme) meist nur der tubulöse Typus vorhanden ist. Einzig die Ixodiden haben mächtig entwickelte acinöse Speicheldrüsen, und gerade bei dieser Tiergruppe ist der Enddarm weitgehend reduziert und in mehreren Fällen sogar nicht mehr funktionsfähig. Von allen übrigen Acarinen fehlt der Enddarm nur noch bei den *Prostigmata*. Der Verlust des Enddarms hängt sicher mit der Ernährungsweise zusammen; denn es kann bei den Milben nur dann auf diesen Darmteil verzichtet werden, wenn aus der Nahrung möglichst wenig Kotreste entstehen. Dies ist aber nur dann der Fall, wenn die Nahrung durch das Speichelsekret extrakorporell vorverdaut wird. Nur die

verflüssigte Nahrung wird in den Mitteldarm aufgenommen, während feste, unverwertbare Stoffe gar nicht in das Darmlumen gelangen können. Aus diesen Ausführungen geht hervor, dass ein funktionaler Zusammenhang zwischen starker Ausbildung der Speicheldrüsen, Verlust des Enddarms und spezialisierter Ernährungsweise (extrakorporelle Verdauung) bestehen muss.

Das Sekret der acinösen Speicheldrüsen entsteht im hungernden Tier im Kern, im saugenden Tier weitgehend im Plasma. Die Entleerung der Sekretmasse erfolgt bei Beginn der Fütterung und während des Saugaktes. Während des imaginalen Lebens werden die Drüsenzellen nie ersetzt, und da bei jeder Fütterung das Sekret sämtlicher Zellen ausgestossen wird, und bei der darauffolgenden Hungerperiode erneuert werden muss, so ist die Speicheldrüsenzelle eine typisch merokrine Drüsenzelle. Die Fermentzellen des Mitteldarms können nicht als eigentliche merokrine Drüsenzellen betrachtet werden, denn sie besitzen eine Doppelfunktion: Sie produzieren einerseits wohl ein Sekret (Ferment), das von der Zelle mehrere Male ausgestossen wird (also merokrin), daneben entstehen in ihnen die Exkrete, die erst bei der Auflösung der Zellmembran frei werden (holokrin).

Das Speichelsekret löst die Gewebe der Beute vollständig auf, denn nach Beendigung des Saugaktes bleibt meistens nur noch die leere Chitinhülle übrig. Mit dem Eindringen des Nahrungsbreis beginnt die „intrakorporelle" Verdauung. Diese wird eingeleitet durch das Ausstossen von Darmfermenten, die in bestimmten Zellen (Exkretzellen) entstehen. Diese Fermente werden frei und wirken daher extrazellulär. Sie beeinflussen den Nahrungsbrei so, dass er von den Mitteldarmzellen aufgenommen werden kann und intrazellulär verarbeitet wird.

Nach den bis heute vorliegenden Beobachtungen kommt bei sämtlichen Spinnentieren (mit Einschluss der Pantopoden) die intrazelluläre Verdauung vor. Nach Schlottke (1934) zeigen alle Darmepithele dieses Verdauungstypus einen übereinstimmenden histologischen Bau. Sie bestehen aus drei Zellsorten: 1. den Drüsenzellen, 2. den verdauenden Zellen und 3. den „embryonalen" Zellen. Bei den von mir untersuchten Wassermilben sind diese drei Zelltypen ebenfalls beschrieben worden, nur dass sie mit anderen Namen belegt worden sind. Die Drüsenzelle ist bei den Hydracarinen darum als Exkretzelle bezeichnet worden, weil in

ihr die Exkrete in so auffallender Weise in grossen Massen aufgespeichert werden. Die verdauenden Zellen sind als Eiweisszellen, die „embryonalen" Zellen als Epithelzellen angeführt worden. Es ist ferner gezeigt worden, dass sämtliche Zellen an der intrazellulären Verdauung teilnehmen können, so dass letzten Endes das Darmepithel der Hydracarinen nur aus einem Zelltypus besteht, nämlich aus dem der intrazellulär verdauenden Mitteldarmzelle. Diese hat je nach ihrem Zustand noch weitere Funktionen: Die „embryonale" Zelle übernimmt als Hauptfunktion die Speicherung des Reservefettes, die verdauende Zelle enthält die Eiweissreserven, und die Drüsenzelle speichert vor allem die Exkrete, wobei übrigens zu beachten ist, dass alle Zellen die Endprodukte der intrazellulären Verdauung enthalten. Von den drei Zellsorten sind die Exkretzellen am auffälligsten, denn sie üben mehrere Funktionen aus. Sie sind am längsten als verdauende Zellen tätig und enthalten darum am meisten Exkretstoffe (Exkretkörner und „grüne Grundsubstanz"). Sie nehmen aber nicht nur die flüssige Nahrung auf, sondern phagocytieren Gewebereste, die mit dem Nahrungsbrei in das Darmlumen gelangt sind. Sie nehmen ferner auf die gleiche Art die Fettkugeln in ihrem Innern auf. Diese beiden ergänzenden Verdauungsfunktionen fehlen den übrigen Darmzellen, denen auch jegliche sekretorische Tätigkeit abgeht.

Jede intrazellulär verdauende Mitteldarmzelle der Hydracarinen macht eine Entwicklung durch, die abschliessend nochmals zusammengefasst werden soll. Der Ausgangspunkt dieser Entwicklungsreihe ist die Epithelzelle, die mit breiter Basis an die Basalmembran stösst. Sie nimmt an der Verdauung nur wenig Anteil, denn sie enthält noch wenige Exkretkugeln. Dafür speichert sie das Reservefett, das in gut ernährten Tieren die ganze Zelle auszufüllen vermag. Die Zahl der Epithelzellen wird durch Teilungen vermehrt (Mitose). Einzelne Zellen lösen sich von der Basalmembran allmählich los und dringen als Eiweisszellen gegen das Darmlumen vor. Die Eiweisszellen nehmen den grössten Teil des Nahrungsbreis auf und dehnen sich während der intrazellulären Verdauung deutlich in das Darmlumen hinein. Sie enthalten neben den aufgespeicherten Eiweisskugeln schon beträchtliche Mengen von Exkreten. Die Zahl der letzteren nimmt immer mehr zu, und schliesslich sind die Zellen mit Exkretmassen vollgepfropft, d. h. das Stadium der typischen Exkretzelle ist damit erreicht. Die

Exkretzellen sind als kolbenförmige Gebilde sofort zu erkennen. Nur sie produzieren die extrazellulär wirkenden Darmfermente und phagocytieren ferner die Gewebereste und Fettkugeln des Nahrungsbreis.

Dass bei verschiedenen anderen Tiergruppen die intrazellulär verdauende Zelle auch als Drüsenzelle wirken kann, ist schon seit einiger Zeit bekannt. Interessant ist bei den Wassermilben die Tatsache, dass die Sekretfunktion denjenigen Mitteldarmzellen zukommt, die am längsten funktionell sind, und die in ihren nächsten Stadien nur noch als Aufbewahrungsort der Exkrete dienen. Es kann also bei den Wassermilben gezeigt werden, dass die Sekretbildung in den ältesten Mitteldarmzellen erfolgt. Ob dies auch für andere Wirbellose mit intrazellulärer Verdauung gilt, ist mir nicht bekannt.

Nach Hirsch (1925) erfolgt die Aufnahme bestimmter flüssiger Stoffe in die Darmzellen in drei Stadien: Im ersten Stadium treten diese Stoffe in fein verteiltem, diffusem Zustand in den Zellen auf, im zweiten Stadium finden sich diese zunächst noch diffusen Stoffe in hellen Vakuolen, wo sie allmählich konzentriert werden. Im dritten Stadium verschwindet die Vakuole, und die inzwischen verarbeiteten Stoffe liegen als Kugeln direkt im Plasma. Hirsch hat diese drei Verarbeitungsstadien bei der Permeation von kolloidalem Eisen und sauren Vitalstoffen festgestellt. Die Aufnahme des eiweisshaltigen Nahrungsbreis im Mitteldarm der Wassermilbe scheint auf die gleiche Art zu erfolgen: Im distalen Plasmabezirk der Zelle erscheinen zuerst die feinverteilten Nahrungströpfchen (1. Stadium). Diese vereinigen sich zu den grossen, hellen Vakuolen (2. Stadium), und durch einen Kondensationsprozess wird der Inhalt dieser Vakuolen in kompakte Eiweisskugeln verwandelt, die direkt im Plasma liegen. Die eiweisshaltige Nahrungsflüssigkeit wird also auf die gleiche Art wie das kolloidale Eisen von der Zelle aufgenommen, und da das Eiweiss ebenfalls in kolloidalem Zustand ist, so zeigt sich hier eine Übereinstimmung in der Aufnahme kolloidaler Flüssigkeiten.

Bis jetzt ist absichtlich nie der Ausdruck „Resorption" verwendet worden, weil in Hinsicht auf dessen Bedeutung gegenwärtig zwei Auffassungen einander gegenüberstehen. Nach Hirsch (1925) versteht man unter Resorption die Aufnahme „gelöster" Substanzen, deren Körnchengrösse kleiner als 0,1 μ sein muss. Auf Grund physiologischer Versuche ist man in letzter Zeit zu einer anderen Auffassung gelangt und definiert die Resorption als Aufnahme von bereits verdauten Stoffen, die durch die Poren der intakt bleibenden

Membran eintreten. Diese Nahrungsstoffe sind durch extrazellulär wirkende Darmfermente in kleine Moleküle gespalten worden. So werden die hochmolekularen Eiweisskörper in Aminosäuren, Polysaccharide in Monosaccharide verwandelt, und nur diese können resorbiert werden. Nun hat SCHLOTTKE (1934) darauf aufmerksam gemacht, dass bei zahlreichen Wirbellosen das Eiweiss in gelöster Form von den Mitteldarmzellen aufgenommen wird, ohne dass es in Aminosäuren verwandelt worden ist. Dieses besondere Verhalten findet in der bestehenden Nomenklatur keinen Platz, denn, wenn mit Phagocytose nur die Aufnahme mikroskopisch sichtbarer Partikelchen (grösser als 0,1 μ), mit Resorption die Aufnahme verdauter Stoffe gemeint wird, so lässt sich die Aufnahme gelöster, aber unverdauter Nahrung in diese beiden Bezeichnungen nicht einreihen; darum schlägt SCHLOTTKE vor „den Begriff der Phagocytose in dem Masse zu erweitern, wie der Begriff der Resorption durch die physiologischen Versuche eingeengt worden ist. Wir bezeichnen dann als Phagocytose die Aufnahme unverdauter Nahrung, ohne Rücksicht darauf, ob diese gelöst oder ungelöst ist. Anschliessend an die Aufnahme der Nahrung erfolgt zwangsläufig die intrazelluläre Verdauung".

Um über die Theorie SCHLOTTKES diskutieren zu können, müssen die Definitionen des Begriffes „Phagocytose" zuerst revidiert werden. In älteren physiologischen Lehrbüchern wird als Phagocytose jener Vorgang beschrieben, wo eine Zelle grössere Fremdkörper umfliesst und in ihr Inneres aufnimmt. Dieser Prozess ist nur auf bestimmte Tiergruppen beschränkt. Er soll nach BUDDENBROCK (1928) nur bei Protozoen, Spongien, Coelenteraten, etc. vorkommen, soll aber u.a. den Arthropoden völlig fehlen. Durch die vorliegende Untersuchung ist jedoch diese Art von „Phagocytose" einwandfrei auch bei der Wassermilbe *Limnesia koenikei* nachgewiesen worden. Der gleiche Prozess wird bei anderen Milben von BERLESE (1897) und REICHENOW (1921) beschrieben. Weiter gibt DOGIEL (1912) an, dass bei Pantopoden die Darmzellen von Jugendstadien, deren Reusenapparat noch nicht ausgebildet ist, Diatomeen phagocytieren. Aus diesen vier Beobachtungen geht demnach klar hervor, dass die Darmzellen gewisser Arthropoden ebenfalls die Fähigkeit besitzen, Gewebereste etc. zu „phagocytieren".

Die neueste Definition der Phagocytose gibt KRIJGSMAN (1932) in seiner Zusammenstellung „Über die Permeabilität von nichtlebenden und lebenden Membranen". Phagocytose ist nach ihm

„eine Permeation durch die temporär deformierte Membran". Hirsch spricht nur dann von Phagocytose, wenn die Partikel, die von der Zelle aufgenommen werden, grösser sind als 0,1 μ (Grenze der mikroskopischen Sichtbarkeit!). Diese Schranke von 0,1 μ ist sicher unzulänglich, denn est gibt auch Partikel deren Grösse kleiner ist als 0,1 μ, und die trotzdem bei der Permeation die Membran temporär deformieren müssen. Aus solchen Partikeln sind z. B. die kolloidalen Eiweisstoffe aufgebaut, deren Körnchengrösse zu gross ist, als dass eine Permeation durch die Membranporen angenommen werden könnte. Diese spezielle Art von Phagocytose kann mikroskopisch nicht nachgewiesen werden, und es soll darum im folgenden versucht werden, ihre Existenz mit Hilfe theoretischer Überlegungen zu beweisen.

Im Falle der Hydracarinen liegen nämlich Verhältnisse vor, die zu einer Klärung des Problems „Phagocytose" führen können. Durch die Fermentwirkung des Speichelsekrets einerseits und der freien Darmfermente andererseits werden die Eiweisskörper des Nahrungsbreis verflüssigt. Nach Schlottke handelt es sich hier immer noch um „unverdaute Nahrung". Diese Ansicht kann nicht stimmen, denn durch die extrazellulär wirkenden Fermente ist das Eiweiss sicher bereits verwandelt worden. Dieser Umwandlungsprozess ist ohne Zweifel ein Verdauungsprozess, und so darf, wenn vom Darminhalt die Rede ist, nicht von unverdauter Nahrung gesprochen werden, sondern es muss der Begriff „vorverdaute Nahrung" aufgestellt werden. Diese vorverdaute Nahrung wird von den Mitteldarmzellen aufgenommen und intrazelullär weiter verarbeitet. Die intrazellulären Verdauungsvorgänge deuten aber darauf hin, dass die Eiweisskörper bei ihrer Aufnahme noch nicht bis zu der letzten Stufe der Aminosäuren abgebaut worden sind. Da nun nur Aminosäuren die Membran bei der Permeation intakt lassen, hier aber vorverdaute, eiweisshaltige Nahrungsstoffe aufgenommen werden, so muss der intrazellulären Verdauung der Zustand einer temporär deformierten Membran vorausgegangen sein. Damit ist aber auch die Bedingung Krijgsmans erfüllt, und wir stellen den bei den Hydracarinen gefundenen Vorgang (Aufnahme vorverdauter, flüssiger Nahrung) mit Krijgsman in die Kategorie der Phagocytose.

Der äusserliche Zustand der Nahrung darf nach unseren Ausführungen nicht als Kriterium für Resorption oder Phagocytose verwendet werden. Massgebend für Phagocytose ist einzig und allein nur die intrazelluläre Verdauung (nach Krijgsman: Histologisches Signal).

Die Verdauungsvorgänge, wie sie in der vorliegenden Arbeit bei *Limnesia koenikei* beschrieben worden sind, sprechen deutlich zugunsten der von SCHLOTTKE gegebenen Definition der Phagocytose. Es ist gezeigt worden, dass ein und dieselbe Zelle (die Exkretzelle) sowohl die flüssige Nahrung als auch Fettkugeln und Gewebereste aufzunehmen vermag und damit darauf hinweist, wie stark verwandt diese drei Aufnahmeprozesse sein müssen.

Die chemischen Vorgänge der Eiweissverdauung sind durch zahlreiche neuere Untersuchungen weitgehend abgeklärt worden. Da die Wassermilben zu klein sind, um genügende Mengen der Verdauungsflüssigkeit für chemisch-physiologische Versuche zu erhalten, so können hier keine genauen Angaben über die Wirkungsweise der Proteasen gemacht werden. Sicher ist nur, dass mindestens drei verschiedenartige Proteasen vorkommen müssen: Die Protease des Speichelsekrets verflüssigt die hochmolekularen Eiweisskörper. Durch eine zweite Protease, die vom Darmepithel ausgeschieden wird, wird dieser Eiweissabbau unterstützt, und schliesslich verwandelt eine weitere, intrazellulär wirkende Protease die phagocytierten Eiweisskörper in körpereigene Stoffe.

Das Problem der Fettverdauung ist heute immer noch nicht restlos gelöst. Es ist mir zwar gelungen, bei den untersuchten Wassermilben den Nachweis zu erbringen, dass das Fett in grossen Klumpen phagocytiert wird. Die Verdauung des Fetts erfolgt also erst innerhalb der Darmzellen. Damit kann mindestens die Existenz einer intrazellulär wirkenden Lipase bewiesen werden. Ob aber auch extrazellulär wirkende Lipasen vorhanden sind, entzieht sich vorläufig unserer Kenntnis.

Durch die intrazelluläre Verdauung werden die aufgenommenen Nahrungsstoffe in zwei Gruppen zerlegt. Der grösste Teil der Nahrung wird in körpereigene Stoffe umgewandelt, die entweder sofort vom Organismus verbraucht werden, oder als Reservestoffe in bestimmten Geweben aufgespeichert werden. Daneben entstehen als unverwertbare Endprodukte der Verdauung die Exkrete. Diese sammeln sich bei Landmilben im distalen Teil der Zelle an, werden ins Darmlaumen abgestossen und gelangen durch den Enddarm ins Freie. In vielen Fällen werden sogar verschiedenartige Exkretstoffe beschrieben. So beschreibt MILLOT bei Spinnen sechs Arten von Konkrementen. Es ist daher nicht verwunderlich, wenn in den Exkretzellen der Wassermilben zwei Sorten von

Exkreten gebildet werden, nämlich die lichtbrechenden Exkretkörner und die grüne Grundsubstanz. Da den Hydracarinen der Enddarm fehlt, so können die Exkrete nicht entfernt werden. Sie bleiben in den Zellen liegen und belasten damit den Organismus. Trotz dieser Belastung können die Tiere fast ein Jahr lang leben und verhalten sich dabei gleich wie zahlreiche Landmilben, die ihre Exkrete durch das Rectum entleeren können. Bei den Landmilben gelangen mit der Nahrung immer grosse Mengen unverwertbarer Stoffe in den Mitteldarm, die, wenn der Enddarm fehlen würde, das Lumen schon nach wenigen Nahrungsaufnahmen ausfüllen würden. Bei den Wassermilben (und verwandten Formen) werden die unverwertbaren Stoffe infolge der extrakorporellen Vorverdauung gar nicht aufgenommen, und so entstehen aus dem Nahrungsbrei nur wenige Exkrete, die im Laufe des imaginalen Lebens in den Zellen des Tieres angehäuft werden. Die chemische Zusammensetzung der Exkrete ist vorläufig noch unbekannt. Sicher ist nur, dass die Darmexkrete nicht aus Guanin aufgebaut sind, wie dies für die Exkrete des Exkretionsorgans gilt. Es ist schon festgestellt worden, dass bei den Arachnoideen grundsätzlich zwei Arten von Exkretstoffen unterschieden werden müssen. Die ins Darmlumen entlassenen Endprodukte sind körperfremde Stoffe, die von den Darmzellen abgestossen werden. Die guaninhaltigen Exkrete der „Malpighischen Gefässe" sind als Endprodukte intraplasmatischer Vorgänge der Gewebe zu betrachten.

Die nach dem intrazellulären Aufbauprozess entstandenen Reservestoffe werden in Form von Eiweiss- oder Fettkugeln im Mitteldarmepithel aufgespeichert. Bei einer Hungerperiode wird das Eiweiss vor den Fettreserven aufgebraucht. Bei Pantopoden hat Schlottke (1933 *b*) zeigen können, dass das Fett als alleiniger Vorratsstoff für den Stoffwechsel dieser Tiere nicht in Frage kommt, denn das Fett findet sich bei verhungerten Tieren immer noch in beträchtlichen Mengen im Darmepithel. Bei den Wassermilben lässt sich keine entsprechende Beobachtung machen, denn die Tiere gehen erst dann ein, wenn das Fett im Epithel des Mitteldarmes vollständig verschwunden ist. Da bei *Limnesia koenikei* das Eiweiss nach 6-8 Tagen, das Fett nach 12-18 Tagen aufgebraucht ist, so kann daraus der Schluss gezogen werden, dass bei langandauerndem Hungern das Fett für den Stoffwechsel der Wassermilben als alleiniger Vorratsstoff genügt.

VII. Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Das Darmsystem aller Hydracarinen besteht aus Vorder- und Mitteldarm. Der Enddarm ist nicht ausgebildet. Das Mitteldarmgebiet ist überall aus den gleichen Zelltypen aufgebaut.

2. Die Verdauung der Hydracarinen beginnt mit einer extrakorporellen Vorverdauung. Durch das Speicheldrüsensekret werden die Gewebe der Beute verflüssigt.

3. Die Speicheldrüsen bestehen aus acinösen und tubulösen Drüsen. Das Sekret der acinösen Drüsen wird während des Hungerns im Kern gebildet, während des Saugaktes weitgehend im Plasma.

4. Der in das Darmlumen gepumpte Nahrungsbrei wird durch ein zweites Ferment, das von gewissen Darmzellen ausgestossen wird, weiter verflüssigt.

5. Der vorverdaute Nahrungsbrei wird von den Mitteldarmzellen aufgenommen und intrazellulär verdaut.

6. Die intrazellulär verdauende Mitteldarmzelle durchläuft drei Entwicklungsstadien:

a) Die Epithelzelle;
b) Die Eiweisszelle;
c) Die Exkretzelle.

Diese drei Typen enthalten die Exkrete in steigender Menge.

7. Das Stadium der Epithelzelle übernimmt neben der noch wenig ausgeprägten verdauenden Funktion die Speicherung von Reservefett.

8. Das Stadium der Eiweisszelle ist die aktivste Phase im Lebensablauf der verdauenden Mitteldarmzelle. Die Zelle enthält in ihrem Innern das Reserveeiweiss.

9. Das Stadium der Exkretzelle ist die am längsten tätige Phase der verdauenden Mitteldarmzelle. Diese enthält darum ein

Maximum von Exkreten. Sie produziert die ins Darmlumen ausgestossenen Fermente.

10. Die Exkrete bleiben während des ganzen imaginalen Lebens in den Mitteldarmzellen liegen. Bei der Geschlechtsreife sind sämtliche Zellen mit Exkreten voll beladen, das Tier geht unmittelbar darauf ein. Ein Ausstossen der Darmexkrete aus dem Organismus ist nicht möglich, da der Enddarm fehlt.

11. Die von sämtlichen Geweben erzeugten guaninhaltigen Exkrete werden durch das Exkretionsorgan ausgestossen.

12. Der eiweisshaltige Nahrungsbrei wird bei den Hydracarinen im Prinzip von allen Darmzellen des Mitteldarms aufgenommen. Dieser Verdauungsprozess muss als Phagocytose betrachtet werden. Die Nahrung wird durch Speichel- und Darmfermente nur verflüssigt (vorverdaut), sie wird im Darmlumen nicht in Aminosäuren verwandelt (d. h. verdaut). Da nur Aminosäuren durch die Membranporen in die Zelle eintreten können (Resorption), so muss bei der Aufnahme des vorverdauten Nahrungsbreis die Zellmembran temporär deformiert werden, d. h. es liegt (im Sinne von Krijgsman) ein Phagocytose-Prozess vor. Als histologisches Kriterium für diese Art von Verdauung gilt die intrazelluläre Verdauung.

13. Gewebereste und Fettkugeln des Nahrungsbreis werden als Ganzes von den Exkretzellen phagocytiert.

14. Der von den Mitteldarmzellen aufgenommene eiweisshaltige Nahrungsbrei wird in den Eiweisszellen zu einem Teil in körpereigenes Reservefett, zu einem anderen in körpereigenes Reserveeiweiss umgewandelt.

15. Während des Hungerns wird von den Reservestoffen zuerst das Eiweiss und dann das Fett abgebaut.

LITERATURVERZEICHNIS.

1897. Berlese, A. *La Digestione negli Acari.* Rivista di Patologia vegetale, Ann. 5.

1928. Buddenbrock, W. von. *Grundriss der vergleichenden Physiologie.* Berlin.

1878. Croneberg, A. *Über den Bau von Eylais extendens (O. F. Müll.) nebst Bemerkungen über verwandte Formen.* Nachrichten d. Ges. für Naturkunde, Moskau, Bd. 29.

1912. Dogiel, V. *Embryologische Studien an Pantopoden.* Zeitschrift f. wissensch. Zoologie, Bd. 107.

1931. Gicklhorn, J. *Elektive Vitalfärbung.* Ergebnisse der Biologie, Bd. 7.

1915. Hirsch, G. Chr. *Ernährungsbiologie fleischfressender Gastropoden.* Zoologische Jahrbücher, Bd. 35.

1926. —— *Probleme der intraplasmatischen Verdauung. Ihre Beziehungen zur Resorption, Diffusion, Nahrungsaufnahme, Darmbau und Nahrungswahl bei Metazoen.* Zeitschrift f. vergl. Physiologie, Bd. 3.

1913. Jordan, H. *Vergleichende Physiologie wirbelloser Tiere.* Jena.

1929. —— *Allgemeine vergleichende Physiologie der Tiere.* Berlin und Leipzig.

1929. Krijgsman, B. J. *Arbeitsrhythmus der Verdauungsdrüsen bei Helix pomatia.* II. Zeitschr. für vergl. Physiologie, Bd. 8.

1932. —— *Über die Permeabilität von nichtlebenden und lebenden Membranen.* Ergebn. der Biologie, Bd. 9.

1923. Krüger, P. *Studien an Cirripedien.* Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. 97.

1930. Lundblad, O. *Über die Anatomie von Arrhenurus mediorotundatus und die Hautdrüsen der Arrhenurus-Arten.* Zeitschr. für Morph. und Ökol. d. Tiere, Abt. A, Bd. 17.

1895. Michael, A. D. *A Study of the internal anatomy of Thyas petrophilus, an unrecorded hydrachnid found in Cornwall.* Proc. of the Zool. Soc., London.

1926. Millot, J. *Contribution à l'histophysiologie des aranéides.* Bull. biol. de France et de Belgique, supplément 8.

1928. Motas, C. *Contribution à la connaissance des Hydracariens français, particulièrement du Sud-Est de la France.* Trav. Lab. d'Hydrobiologie et Pisciculture Univ. Grenoble, Année XX.

1896/1899. Piersig, R. *Deutschlands Hydrachniden.* Zoologica.

1898. Pollock, H. *The anatomy of Hydrachna inermis Piersig.* Inaug.-Diss., Leipzig.

1921. Reichenow, E. *Die Hämococcidien der Eidechsen.* Archiv für Protistenkunde, Bd. 42.

1934. Roesler, R. *Histologische, physiologische und serologische Untersuchungen über die Verdauung bei der Zeckengattung Ixodes Latr.* Zeitschr. für Morphol. und Ökol. der Tiere. Bd. 28.

1888. Schaub, R. von. *Über die Anatomie von Hydrodroma (C.L.Koch). Ein Beitrag zur Kenntnis der Hydrachniden.* Sitzungsber. der kais. Akad. der Wissenschaften in Wien. Math.-naturw. Klasse, Bd. 97.

1933*a*. Schlottke, E. *Darm und Verdauung bei Pantopoden.* Zeitschr. für mikrosk.-anat. Forschung, Bd. 32, Heft 4.

1933*b*. —— *Histologische Beobachtungen über die intrazelluläre Verdauung bei Dendrocoelum lacteum (Müll.) und Euscorpius carpathicus (L.).* Sitzungsber. und Abhand. der Naturf. Ges. zu Rostock, Dritte Folge, Bd. 4.

1934. —— *Unterschiede in der Entwicklung des phagocytierenden und des resorbierenden Darmepithels.* Biol. Zentralblatt, Bd. 54, Heft 1/2.

1935. Schmidt, Ulrich. *Beiträge zur Anatomie und Histologie der Hydracarinen, besonders von Diplodontus despiciens.* Zeitschr. für Morphol. und Ökol. der Tiere, Bd. 30.

1902. Thor, Sig. *Eigenartige, bisher unbekannte Drüsen von einzelnen Hydrachniden-Formen.* Zool. Anzeiger, Bd. 25.

1903. —— *Recherches sur l'anatomie comparée des acariens prostigmatiques.* Annales des Sc. nat., Zoologie, Serie 8, T. 19.

1929. Viets, K. *Wassermilben, Hydracarinen.* Die Tierwelt Mitteleuropas (Brohmer, Ehrmann und Ullmer). Bd. 3.

1936. —— *Wassermilben oder Hydracarinen.* Die Tierwelt Deutschlands (Dahl), Tl. 31 und 32.

1931. Vitzthum, H. von. *Acari-Milben.* Handbuch der Zoologie (Kükenthal), Bd. 3, Heft 2.

1897. Van Vleet, A. H. *On the mouthparts and respiratory organs of Limnochares holosericea Latreille in particular and the manner of breathing of hydrachnids in general.* Leipzig.

1907. Walter, Ch. *Die Hydracarinen der Schweiz.* Rev. Suisse de Zool., Bd. 15.

1925. Willier, Hyman and Rifenburg. *A histochemical study of intracellular digestion in triclad flatworms.* Journal of Morphology, Philadelphia, Bd. 40.

CURRICULUM VITAE.

Am 17. November 1910 wurde ich, Carl Bader, in Basel geboren als Sohn des Carl Bader (gestorben 1934) von Basel und seiner Gattin Therese geb. Waltz. Nach Absolvierung der Primarschule (1917-1921) besuchte ich in den Jahren 1921-1929 die untere und obere Abteilung der Realschule in Basel. Nach bestandener Maturität liess ich mich an der philosophisch-naturwissenschafltichen Fakultät der hiesigen Universität immatrikulieren und besuchte die Vorlesungen und Übungen der folgenden Herren Professoren und Dozenten: Buchner, Flatt, Geiger, Geigy, Gschwind, Häberlin, Hagenbach, Handschin, Jaeger, Ostrowski, Portmann, Rupe, Senn, Schüepp, Speiser, Spiess, Vischer, Vosseler und Zschokke.

Die vorliegende Dissertation entstand in den Jahren 1932-1937 unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. A. Portmann. Ihm, wie auch Herrn Prof. Dr. E. Handschin, möchte ich auch an dieser Stelle nochmals für alle Bemühungen meinen herzlichen Dank aussprechen.